

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

Michel LECOQ

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

**LES DEPLACEMENTS PAR VOL DU CRIQUET
MIGRATEUR MALGACHE EN PHASE SOLITAIRE
LEUR IMPORTANCE
SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS
ET LA GREGARISATION**

Soutenue le 8 mars 1975 devant la Commission d'examen :

MM. BERGERARD J., Président
LAMOTTE M., Rapporteur
GERBIER N., Examineur
LE BERRE J.R., Examineur
LEGAY J.M., Examineur



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

Michel LECOQ

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

**LES DEPLACEMENTS PAR VOL DU CRIQUET
MIGRATEUR MALGACHE EN PHASE SOLITAIRE
LEUR IMPORTANCE
SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS
ET LA GREGARISATION**

Soutenue le 8 mars 1975 devant la Commission d'examen :

MM. BERGERARD J., Président
LAMOTTE M., Rapporteur
GERBIER N., Examineur
LE BERRE J.R., Examineur
LEGAY J.M., Examineur



TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS

REMERCIEMENTS

SOMMAIRE..... I

RÉSUMÉ I

INTRODUCTION V

CHAPITRE 1 – CONDITIONS D'ÉTUDE..... 1

A – LE MILIEU..... 1

I. Description topographique et nature du substrat pédologique..... 1

II. Aspects climatiques..... 1

1. Températures..... 1

2. Vents..... 5

3. Pluies..... 5

4. Conditions climatiques optimales pour le criquet migrateur..... 7

5. Particularités des saisons 1971/72 et 1972/73..... 7

III. Végétation : composition floristique et évolution phénologique..... 10

IV. Les stations d'études biologiques intensives..... 12

B – ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES GÉNÉRAUX..... 12

I. Conception des études..... 12

II. Techniques de prospection..... 15

III. Dénombrements des populations imaginales..... 15

1. Échantillonnage..... 15

2. Mesure de la densité imaginale..... 15

3. Examen critique..... 16

IV. Dénombrements des populations larvaires..... 16

1. Échantillonnage..... 16

2. Mesure de la densité larvaire..... 16

3. Examen critique..... 17

V. La notion de reproduction..... 17

1. Définitions..... 17

2. Nomenclature de TETEFORT et WINTREBERT (1963)..... 21

CHAPITRE 2 – LES DÉPLACEMENTS DES POPULATIONS IMAGINALES SOLI-
TAIRES..... 23

INTRODUCTION..... 23

A – MÉTHODOLOGIE..... 25

I. Historique..... 25

II. Les dénombrements de populations..... 28

1. Principe..... 28

2. Calcul des bilans..... 28

3. Étude de la simultanéité..... 30

4. Étude qualitative des structures d'âge..... 32

5. Le problème de la mortalité..... 32

III. Les méthodes de marquages-recaptures..... 34

1. Principe et historique..... 34

2. Conditions générales d'application	37
3. Méthodes d'analyse utilisées	37
a. Le modèle de JOLLY (1965)	37
aa. Notations	37
ab. Conditions d'application	38
ac. Equations pour l'estimation des principaux paramètres de la population	38
b. Le modèle de FISHER et FORD (1947)	39
c. Le modèle de LINCOLN-BAILEY (1951)	40
4. Application pratique au criquet migrateur malgache	40
a. Technique de marquage	40
b. Réalisation pratique des marquages	41
B — ANALYSE DES DÉPLACEMENTS	41
I. Étude des bilans et de la simultanéité	41
II. Analyse structurale des populations femelles	52
1. Analyse de la première reproduction des pluies (R2 71)	52
2. Analyse de la deuxième reproduction des pluies (R3 72)	55
III. Inventaire général des déplacements de populations	57
IV. Typologie des populations migrantes	62
1. Fréquence et importance numérique	62
2. Phénologie des populations migrantes	83
3. Sex-ratio	86
4. Nombre d'ovarioles	87
5. Pourcentage d'imagos verts	90
V. Résultats des expériences de marquages-recaptures	93
1. Examen préliminaires de quelques hypothèses de base	93
2. Résultats	94

CONCLUSIONS	98
-----------------------	----

CHAPITRE 3 — DÉTERMINISME DE L'ENVOL CHEZ LES SOLITAIRES	103
---	-----

INTRODUCTION	103
------------------------	-----

A — L'OPTIMUM ÉCOLOGIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR MALGACHE	103
---	-----

B — ACTION DES PLUIES SUR LE COMPORTEMENT	104
--	-----

I. Méthodologie	104
II. Résultats	104
III. Discussion	109

C — ÉTUDES EXPÉRIMENTALES DE L'ACTIVITÉ DU CRIQUET MIGRATEUR	111
---	-----

I. Étude sur le terrain des envols d'évitement	111
1. Méthode	111
2. Résultats	113
3. Discussion	116
II. Études actographiques en conditions semi-naturelles	116
1. Technique et conditions expérimentales	119
2. Résultats	120
a. Profil journalier de l'activité locomotrice	120
aa. Imagos expérimentés à Beloha et Lavanono	120
ab. Imagos expérimentés à Betioky	120
ac. Profil d'activité des larves de cinquième stade	124
ad. Influence du sexe	124
b. Influence de la photopériode	124

c. Influence de la température	124
d. Influence de l'humidité relative.....	126
e. Variations de l'activité avec l'âge.....	126
f. Influence de l'état gravis.....	126
g. Influence des conditions alimentaires	129
h. Relation entre le rythme d'émission des fèces et le rythme de l'activité locomotrice	129
3. Discussion	129
a. Corrélation entre l'activité locomotrice et la tendance au vol	129
b. Profil journalier de l'activité locomotrice et variabilité	131
c. Influence du groupement	132
d. Influence du jeûne ou de l'état gravis	134
CONCLUSIONS.....	135
CHAPITRE 4 – CONDITIONS MÉTÉOROLOGIQUES ET DÉPLACEMENTS DES SOLITAIRES	138
INTRODUCTION	138
A – RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS ÉLÉMENTAIRES DE MÉTÉOROLOGIE	138
I. Notion d'échelle en météorologie	138
II. Circulation générale de l'atmosphère et types de temps.....	139
III. L'échelle synoptique et les perturbations de la circulation générale.....	140
1. La zone de convergence inter-tropicale.....	140
2. Les cyclones tropicaux	140
3. Les perturbations frontales.....	140
B – SITUATIONS MÉTÉOROLOGIQUES FAVORABLES A DES APPORTS SUR LA PLAINE DE LAVANONO	141
I. Méthode	141
II. Résultats	141
1. Corrélation entre apports et pluviométrie locale.....	141
2. Relation entre les conditions météorologiques et les périodes d'apports de populations solitaires	142
C – ÉTUDE D'UN CAS PARTICULIER : LES PRINCIPAUX APPORTS R2 (1963 à 1973)	157
I. Méthode	160
II. Résultats	160
D – DISCUSSION	168
I. Influence des conditions météorologiques sur les déplacements par vol des grands acridiens migrants	168
II. Les différents types de temps sur Madagascar et leur importance pour la réalisation d'une zone de convergence sur l'aire de grégation	170
1. Généralités	170
2. Les cyclones tropicaux	171
3. Autres types de temps propices à des concentrations d'adultes solitaires	173
III. Influence de la pluviométrie	174
IV. Influence de l'aptitude au vol et de la densité des populations.....	178
CONCLUSIONS	179

CHAPITRE 5 – L'ORIENTATION DES DÉPLACEMENTS	183
INTRODUCTION	183
A – LA THÉORIE DE L'OPTIMUM PLUVIOMÉTRIQUE ET L'ORIENTATION DES DÉPLACEMENTS	183
B – LES MARQUAGES-RECAPTURES ET LES DÉNOMBREMENTS DE POPULATIONS	183
C – LES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENTS	186
I. Résultats	186
II. Discussion	188
CONCLUSIONS	191
CHAPITRE 6 – DYNAMIQUE LOCALE	192
INTRODUCTION	192
A – FÉCONDITÉ DES FEMELLES	192
I. Méthode d'étude du fonctionnement ovarien	192
II. Résultats	193
1. Nombre d'ovarioles	193
2. Pourcentage d'ovarioles fonctionnelles	195
3. Cycles complets de régressions ovocytaires	199
4. Nombre d'œufs par ponte	202
5. Nombre de pontes par femelle féconde	202
6. Rythme de ponte et délai de ponte	202
7. Durée de la période post-reproductive	209
8. Durée de la vie imaginaire dans la nature	209
III. Discussion	213
B – DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE	214
I. Durées de développement	214
II. Potentialités de développement des œufs	214
1. Généralités	214
2. Méthode	216
3. Résultats	216
a. Période pluvieuse isolée	216
b. Période pluvieuse suivie d'une période sèche entrecoupée de pluies de hauteurs croissantes	218
c. Succession de deux périodes pluvieuses	223
d. Succession de trois périodes pluvieuses	223
4. Discussion	224
a. Durée d'efficacité des pluies et optimum pluviométrique pour le développement embryonnaire	224
b. Possibilité de quiescence embryonnaire	226
C – DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET EMERGENCES	227
I. Durée du développement larvaire	227
II. Temps de durcissement des téguments chez les jeunes adultes	231
D – ÉLÉMENTS D'ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE	233
I. Construction d'un budget et établissement de diagrammes de LEXIS	233
II. Construction de tables de vie incomplètes	235

III. Analyse des résultats et discussion.....	236
1. Généralités	236
2. Taux de survie et courbes de mortalité	236
3. Taux net de reproduction	241
4. Importance des apports de populations solitaires	244
CONCLUSIONS.....	245
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	247
BIBLIOGRAPHIE	254
ANNEXE 1 — Types de temps à Madagascar selon DUVERGÉ (1949)	265
ANNEXE 2 — Fréquence des types de temps à Madagascar au cours des saisons chaudes 1969/70, 1970/71 et 1971/72 (d'après DARNHOFER, 1973)	269
ANNEXE 3 — Trajectoire des dépressions cycloniques au voisinage de Madagascar au cours des saisons 1971/72 et 1972/73	270

AVANT-PROPOS

Les études dont il est fait mention dans le présent ouvrage ont été accomplies pour la plupart dans le cadre d'un Projet des Nations Unies : le Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD (FS) FAO/MAG/70-523)*.

L'auteur a participé de 1971 à 1973 à l'exécution du Plan d'Opération comme Expert en Acridologie de la Coopération Technique Française mis à la disposition du Gouvernement Malgache. Il a eu le privilège de travailler au sein d'une équipe pluridisciplinaire d'experts internationaux regroupant agrométéorologistes, écobotanistes, acridologues et d'être le responsable scientifique de la Station de Recherches Acridiennes de Beloha.

Les recherches accomplies par cette équipe pluridisciplinaire ont permis de proposer une synthèse du problème acridien à Madagascar. Les recommandations formulées dans le rapport final du Projet PNUD ont rendu possible une restructuration du Service Anti-Acridien Malgache en un véritable service de prévention acridienne. A Madagascar une lutte plus rationnelle, plus efficace et plus économique contre ce dangereux ravageur des cultures qu'est le criquet migrateur est maintenant possible.

Une exploitation scientifique plus complète des documents accumulés au cours de la durée du Projet a permis à l'auteur de réaliser le présent travail et de le soutenir sous la forme d'une thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles le 8 mars 1975 à l'Université de Paris XI.

* PNUD (FS) : Projet des Nations Unies pour le Développement (Fonds Spécial)

FAO : Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

REMERCIEMENTS

La Coopération Technique Française, le Gouvernement Malgache et l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture ont largement contribué à la réalisation de mes recherches. Il m'est ici agréable de remercier les responsables de ces divers organismes pour leur compréhension et leur confiance.

Je tiens à souligner la qualité du personnel de la Station de Recherches Acridiennes de Beloha dont j'ai coordonné les activités pendant trois ans sous l'autorité du Directeur du Projet PNUD et du Chef du Service de la Protection des Végétaux à Madagascar. Je n'oublie pas également les relations fructueuses avec les divers membres du Service Anti-acridien.

J'ai travaillé au sein d'une équipe pluridisciplinaire de recherche particulièrement dynamique, dirigée par Monsieur J. TETFORT. Les chercheurs, Madame M.H. LAUNOIS-LUONG, Messieurs R.J. ANDRIANASOLO, T. DARNHOFER, J.F. DURANTON, M. LAUNOIS et W. MULLER ont tous été pour moi des amis et de précieux interlocuteurs.

Qu'il me soit permis de remercier tout spécialement Monsieur le Professeur J.R. LE BERRE envers qui j'ai une dette de reconnaissance particulièrement lourde. Il m'a accueilli dans son laboratoire d'Entomologie et d'Ecophysiologie Expérimentales de la Faculté des Sciences d'Orsay (Université de Paris XI) pour rédiger cette thèse. Il a consacré beaucoup de son temps pour m'aider, par ses critiques et ses conseils, à tirer le meilleur parti possible de mes documents. Je le remercie tout particulièrement pour les nombreux entretiens scientifiques qu'il m'a accordés depuis 1968, tant en France que sur le terrain à Madagascar ; ils ont largement contribué à la progression de mon travail et à ma formation de chercheur. Je souhaite que cette étude soit à la hauteur des enseignements que j'ai reçus.

Monsieur le Professeur M. LAMOTTE, de l'Ecole Normale Supérieure de Paris, a bien voulu accepter d'être le rapporteur de ma thèse. C'est pour moi un très grand privilège et il voudra bien me permettre de lui exprimer ici ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il manifeste ainsi pour mon travail. Ses remarques pertinentes ont en particulier largement contribué à améliorer la présentation générale de l'ouvrage.

Monsieur le Professeur J. BERGERARD, ancien doyen de la Faculté des Sciences d'Orsay et Directeur du Laboratoire de Zoologie de Roskoff, m'a fait l'honneur de présider mon jury assurant ainsi une continuité avec ma thèse de 3ème cycle à laquelle il avait déjà participé à ce titre. Je le remercie très vivement de l'attention bienveillante qu'il a bien voulu accorder à mon travail.

Monsieur N. GERBIER, Ingénieur Civil, Chef du Service de l'Agrométéorologie auprès de la Direction Générale de la Météorologie Nationale, a suivi mes travaux depuis plusieurs années. Il m'a fait bénéficier de nombreux conseils et critiques qui ont largement contribué à l'avancement de mes recherches. La partie bio-météorologique de cet ouvrage lui doit beaucoup. Je suis particulièrement heureux de pouvoir lui exprimer ici mes très vifs remerciements pour les nombreuses heures d'entretiens scientifiques qu'il m'a consacrées.

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur J.M. LEGAY pour l'accueil aimable qu'il m'a réservé dans son laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard de Lyon-Villeurbanne. Les conseils qu'il a bien voulu me prodiguer et l'aide que j'ai reçue de la part de ses collaborateurs ont grandement contribué à la progression de mes travaux.

Je voudrais également remercier tout particulièrement Monsieur J.P. TETFORT, Directeur de Recherche à l'O.R.S.T.O.M.* et Directeur de 1970 à 1973 du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. Il a largement facilité mes recherches en mettant à ma disposition tous les moyens dont il disposait et en me prodiguant conseils

* O.R.S.T.O.M. : Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.

et encouragements. Sa connaissance exceptionnelle de l'Extrême-Sud de Madagascar et du problème acridien m'a été d'un très précieux secours. Ce travail lui doit beaucoup et je le prie de trouver ici l'expression de mes remerciements très sincères et très cordiaux.

Enfin, ce n'est pas sans émotion que j'évoque ici tous les habitants du pays Antandroy qui ont largement contribué par leur hospitalité, leur sourire, leur aide de tous les instants, à rendre presque agréables, malgré des conditions de vie précaires, ces quelques années passées à leurs côtés.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

1. CONDITIONS D'ETUDE

2. LES DEPLACEMENTS DES POPULATIONS IMAGINALES SOLITAIRES

3. DETERMINISME DE L'ENVOL CHEZ LES SOLITAIRES

4. CONDITIONS METEOROLOGIQUES ET DEPLACEMENTS DES SOLITAIRES

5. L'ORIENTATION DES DEPLACEMENTS

6. DYNAMIQUE LOCALE

CONCLUSIONS GENERALES

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

RESUME

Les vols diurnes des grands acridiens migrants constituent un phénomène classique. Le vol des individus solitaires représente par contre une découverte relativement récente. Signalé chez plusieurs espèces d'acridiens grégariaptés, l'importance de ce phénomène est jusqu'à présent demeurée méconnue. Le but de cette étude, réalisée dans la nature sur le Criquet migrant malgache *Locusta migratoria capito* SAUSS., est de mettre en évidence et d'étudier qualitativement et quantitativement les déplacements par vol des individus de la phase solitaire d'une part ; d'analyser de manière détaillée l'impact de ces déplacements sur la dynamique des populations et le processus de grégarisation d'autre part.

Le chapitre premier traite des conditions générales des études réalisées sur deux stations acridiennes de la plaine côtière de Lavanono, à la pointe Sud de Madagascar, au cœur de l'aire de grégarisation du criquet migrant. Nous donnons tout d'abord une description topographique, botanique et climatique de la région et des stations d'étude. Les différentes techniques de prospection et de dénombrement des populations larvaires et imaginales font ensuite l'objet d'un examen critique. Enfin la notion de reproduction est révisée, précisée et complétée par celle de cohorte. La nomenclature classiquement utilisée est introduite. Un point intéressant à signaler est la mise en évidence de 5 reproductions annuelles au lieu des 4 reconnues jusqu'à présent.

Le second chapitre traite de la mise en évidence et de l'analyse des déplacements par vol des populations imaginales solitaires. Deux grandes catégories de méthodes ont été utilisées ; les premières font appel aux dénombrements de populations, les secondes aux marquages-recaptures multiples. Le principe des méthodes de dénombrement est tout d'abord exposé puis les différents éléments en sont détaillés : calcul de bilans de populations, étude de la simultanéité des apports sur deux stations voisines, étude analytique des structures d'âge des populations femelles. Les méthodes de marquages-recaptures font ensuite l'objet d'un exposé théorique et pratique. Trois modèles, du plus simple au plus complexe, ont été retenus pour l'analyse des résultats : modèles de LINCOLN-BAILEY (1951), FISHER et FORD (1947) et JOLLY (1965).

L'analyse des résultats porte tout d'abord sur les méthodes de dénombrements. Leur utilisation s'avère très fructueuse et elles permettent de montrer la très grande mobilité des populations solitaires du criquet migrateur. Le cycle annuel apparaît comme une succession ininterrompue d'apports et de départs d'individus solitaires. Deux grandes catégories de déplacements sont étudiées : inter-stationnels, sur de grandes distances, et intra-stationnels ou locaux. Une typologie des populations migrantes est effectuée où l'on met en évidence les caractéristiques essentielles des populations en déplacement : fréquence et importance numérique des apports et des départs, phénologie, sex-ratio, pourcentage d'individus verts, nombre d'ovarioles. L'un des déplacements revêt un caractère particulièrement important ; il s'agit des apports massifs d'individus de la première reproduction de saison des pluies (R2) qui ont lieu régulièrement chaque année du fait de l'évolution climatique saisonnière et qui marquent, sur les stations étudiées, le début de l'année acridienne. Un tableau synoptique intègre les évolutions phénologiques des populations larvaire et imaginale ainsi que les phénomènes de déplacements ; il fournit une vue générale de la dynamique des populations solitaires sur les stations étudiées de 1971 à 1973. La méthode utilisée se révèle riche d'enseignements et susceptible de vastes applications.

Les résultats des expériences de marquages-recaptures sont ensuite passés en revue. Les trois modèles utilisés sont comparés entre eux et aux méthodes de dénombrement au cours d'une expérience de marquages-recaptures multiples ayant duré plus de 9 mois. Il apparaît que ces méthodes de marquages sont tout à fait inadaptées au cas du Criquet migrateur malgache, essentiellement du fait de leurs exigences au point de vue pourcentage d'échantillonnage de la population. Les résultats obtenus sur le terrain confirment des études récentes, effectuées par simulation sur ordinateur, concernant la précision et le biais des modèles testés.

Le déterminisme des déplacements de solitaires fait l'objet du troisième chapitre. Nous montrons que l'envol constitue une réponse directe de l'insecte vis à vis de conditions pluviométriques défavorables. La sécheresse des graminées alimentaires est tout à fait insuffisante pour expliquer les départs. La théorie de l'optimum pluviométrique (LAUNOIS, 1974a) est vérifiée à l'échelle locale et la mésophilie du criquet migrateur est confirmée. Une étude du comportement des individus sur les stations permet de montrer le mode d'action des pluies. Tant l'excès que le défaut de pluies ont un effet stimulant sur l'adulte. Au niveau de la plaine de Lavanono où seul l'excès de sécheresse intervient du fait des conditions pédologiques et climatiques, les pluies permettent la sédentarisation des populations pendant un délai très bref de 5 jours en saison chaude au delà duquel les individus s'envolent s'il n'y a pas de nouvelles pluies. Il est montré que la station d'arrivée n'est pas choisie et que les déplacements se font selon un système d'essais et d'erreurs.

Une étude sur le terrain des envols d'évitement et de leur distance, considérée comme critère de l'excitabilité de l'insecte, ne montre pas de variations nettes sous l'influence des conditions du milieu. On observe cependant que la direction de l'envol dépend étroitement de la direction du vent.

L'activité locomotrice a été étudiée en conditions semi-naturelles en actographe, afin de déterminer le moment le plus propice à l'envol. Le rythme journalier de l'activité locomotrice est fondamentalement de type bimodal chez le solitaire. On observe une période diurne et une période crépusculaire, cette dernière représente vraisemblablement le moment privilégié pour d'éventuels envols sous l'influence d'un milieu défavorable. Le groupement est susceptible de transformer ce rythme en un rythme unimodal. Des individus solitaires regroupés sur le terrain, grâce à l'intervention d'un facteur naturel de densation, peuvent certainement voir leur comportement modifié. La gravidité, le jeûne provoquent également l'apparition d'un rythme diurne unimodal et décuplent l'intensité de l'activité. Cet effet permet à l'espèce une meilleure prospection de son milieu.

Les facteurs météorologiques intervenant sur les déplacements sont étudiés au quatrième chapitre. On montre que, comme les essaims grégaires, les individus solitaires se déplacent en relation avec les zones météorologiques de divergence et de convergence. Les différents types de temps ayant concerné Madagascar au cours de la période étudiée sont analysés en relation avec les différentes périodes d'apports de populations solitaires sur la plaine côtière. Par ailleurs cette étude est complétée par une analyse de données d'archives permettant de souligner, de 1963 à 1973, les relations entre les principaux apports massifs de la R2 sur la plaine de Lavanono et certaines situations météorologiques.

Cette étude permet de montrer le rôle fondamental des zones de convergence. Des apports à caractère inter-stationnel ne sont observés que lorsqu'une telle zone est centrée sur les stations d'étude. Dans le cas contraire seuls des apports intra-stationnels ou des départs sont observés. L'intensité des apports dépend de l'intensité de la zone de convergence, de l'abondance des précipitations sur l'ensemble du sud-ouest de l'Ile, de l'aptitude au vol et de la densité des populations imaginées. Deux types de temps peuvent réaliser des conditions optimales ; il s'agit des types 7 c et 8 (classification de DUVERGE, 1949). Le type 7 c correspond à une descente de la zone de convergence intertropicale sur l'Extrême-Sud de l'Ile et le type 8 au passage d'un cyclone tropical. La trajectoire idéale des cyclones favorables à des apports sur l'aire de grégarisation est définie. Du fait de l'évolution des conditions climatiques saisonnières, les situations favorables ont le plus de chance de se réaliser en décembre et janvier, mois où les risques d'une concentration dangereuse sur l'aire de grégarisation sont donc les plus grands.

Le cinquième chapitre traite de l'orientation générale des déplacements. Celle-ci dépend essentiellement de l'évolution saisonnière de la pluviométrie conformément à la théorie de l'optimum pluviométrique. Le mouvement d'ensemble est NNE-SSW en début de saison des pluies et s'inverse à l'approche de la saison fraîche. Plus précisément la direction des vols correspond à un flux d'insectes orienté en fonction de la position de l'optimum pluviométrique de l'espèce. Les particularités de l'évolution saisonnière et annuelle de la pluviométrie déterminent simplement des variations à partir du schéma moyen précédent. Une illustration de la direction générale des déplacements est fournie par des études de dénombrements en divers points de l'aire d'habitat du criquet migrateur et par les résultats d'expériences de marquages. L'orientation des vols est également conditionnée par l'existence des voies privilégiées de déplacement. Un exemple est étudié. Les voies de l'Extrême-Sud de Madagascar sont décrites et leur mode de fonctionnement envisagé. Il s'agit de zones défrichées, plus ou moins alignées, formant de véritables couloirs de migration suivis préférentiellement par les insectes en vol. Au niveau de leurs points d'aboutissement sur l'aire de grégarisation les possibilités de concentration d'adultes solitaires sont considérablement renforcées. Selon l'orientation générale du vol ces voies de déplacement peuvent provoquer une concentration ou une dilution des populations. Elles constituent un important facteur de densation et donc de grégarisation.

Les différents aspects de la dynamique locale des populations solitaires sont abordés au sixième chapitre. La fécondité des femelles est tout d'abord analysée avec précision à partir de l'étude anatomique et fonctionnelle des ovaires d'individus capturés dans la nature. La fécondité des populations naturelles varie avant tout en fonction des conditions pluviométriques par le nombre de femelles parvenant à pondre et par le rendement ovarien. Ce dernier varie en moyenne de 40 à 90 % en fonction de la fréquence des pluies. La variabilité du nombre de pontes par femelle est très faible et les femelles ne déposent pas plus de 1,35 ponte en moyenne. Le nombre moyen d'ovaires par femelle varie également dans d'étroites limites de 108 à 127 en fonction de la densité parentale. La durée moyenne de vie des adultes est précisée (à peine un mois en saison chaude et deux mois en saison fraîche) et les différentes périodes pré-reproductives, reproductives et post-reproductives sont étudiées en détail.

Les durées et les potentialités des développements embryonnaire et larvaire font ensuite l'objet d'une étude attentive. La détermination de la durée d'efficacité des pluies sur le développement embryonnaire permet de calculer la répartition idéale des précipitations en fonction des sols de la plaine de Lavanono et de définir un optimum pluviométrique pour le développement embryonnaire. Dans l'ensemble les phénomènes de quiescence n'ont qu'un rôle négligeable sur la dynamique des populations.

Finalement l'introduction d'éléments d'analyse démographique permet de calculer quantitativement les parts relatives des populations autochtones et allochtones dans la genèse des pullulations. Le taux net de reproduction des populations strictement autochtones est faible. Il ne permet pas à lui seul d'expliquer les grégarisations. Des conditions locales favorables ne constituent qu'une des étapes vers la transformation phasaire. Elles doivent être précédées nécessairement d'apports de populations solitaires allochtones entraînant une importante concentration des pontes parentales.

En conclusion, alors que les populations solitaires du Criquet migrateur étaient considérées jusqu'à une date récente comme essentiellement sédentaires, nos travaux montrent qu'elles sont au contraire extrêmement mobiles et que la clé des pullulations intempestives de cette espèce réside précisément dans les déplacements par vol sur de longues distances. Ces derniers constituent la première condition nécessaire pour l'enclenchement des étapes successives qui mènent l'espèce vers la grégarisation. Ce sont ces déplacements entre des aires écologiquement complémentaires qui assurent la survie de l'espèce mais qui lui fournissent également l'occasion, dans certaines conditions, de se concentrer et de se multiplier suffisamment pour atteindre la densité critique nécessaire au déclenchement de la transformation phasaire.

INTRODUCTION

A intervalles plus ou moins réguliers les invasions du criquet migrateur malgache, *Locusta migratoria capito* SAUSS., ravagent Madagascar, ruinent l'économie du pays et mettent en danger tous les efforts entrepris dans le domaine du développement agricole. Ce fléau demeure l'une des menaces les plus graves pesant sur l'économie de la Grande Ile.

Le criquet migrateur malgache est un insecte grégariapte se présentant, comme quelques autres espèces d'acridiens grands migrants, sous deux phases : solitaire et grégaire, chacune possédant des caractéristiques morphologiques, anatomiques et physiologiques particulières. Les individus de la phase grégaire sont responsables des invasions qui ravagent l'Ile périodiquement. Vivant en essaims de plusieurs millions d'insectes ils sont faciles à repérer, à suivre et à étudier.

Cependant les moyens chimiques actuels de lutte contre les grégaires ne constituent qu'un palliatif coûteux. Les dégâts aux cultures ne sont pas évités et peuvent seulement être limités dans une certaine mesure. L'invasion une fois déclenchée est très difficile à circonscrire.

Depuis longtemps les chercheurs se sont préoccupés de saisir le problème à son origine, c'est à dire de comprendre — afin de l'éviter — le passage de la phase solitaire à la phase grégaire. En effet les individus solitaires, vivant à l'état dispersé en densité faible, n'occasionnent pas de dégâts notables aux cultures. **C'est la grégarisation qui rend l'acridien économiquement dangereux.** Le passage de la phase solitaire à la phase grégaire augmente en effet les chances pour que les pullulations soient durables et se généralisent puisque la phase grégaire se distingue de la phase solitaire par une plus grande résistance aux conditions fraîches et sèches. Ainsi que l'a montré LAUNOIS (1974a), l'espèce tire alors deux avantages au changement de phase :

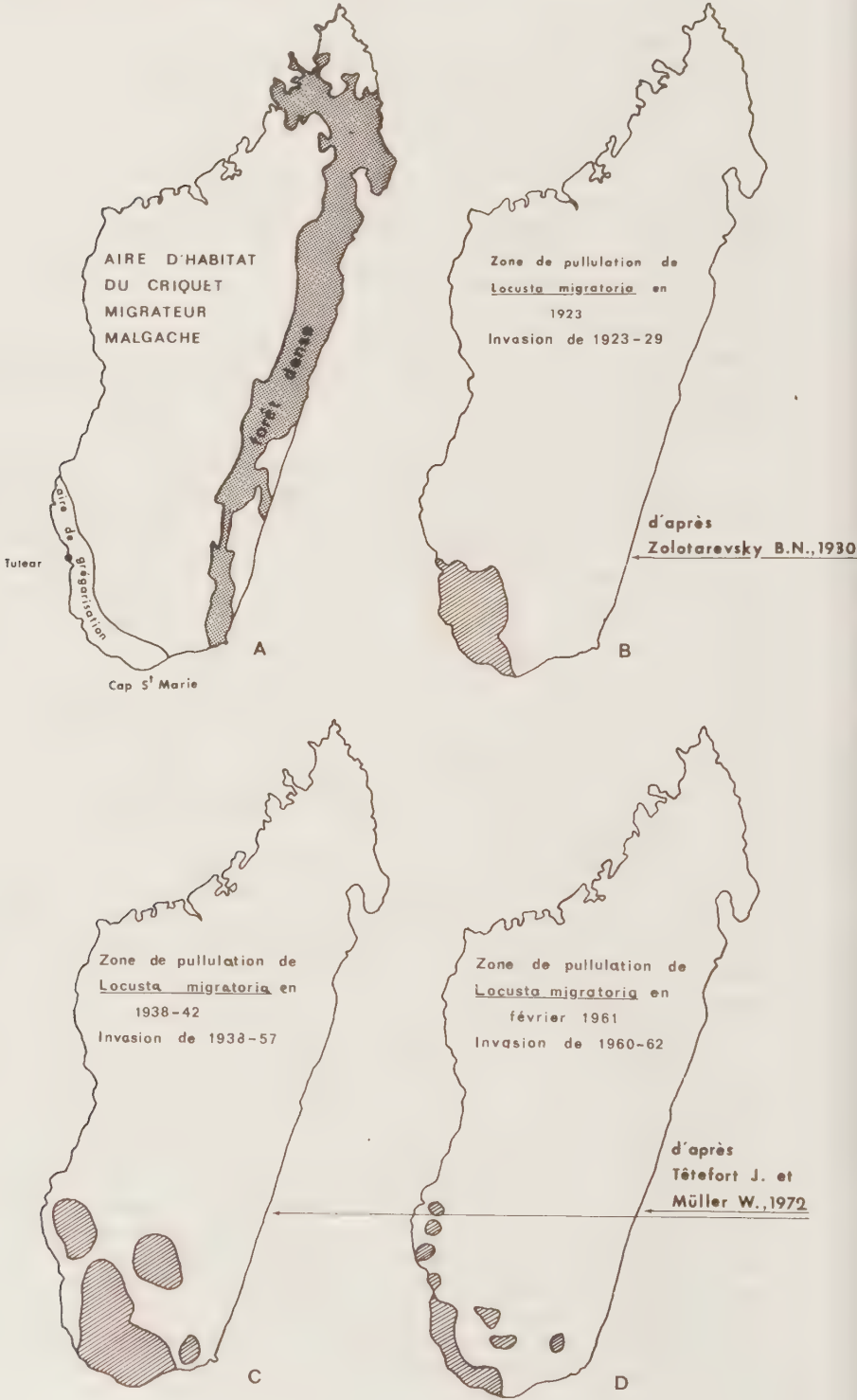
- réduction des pertes entre deux saisons des pluies consécutives, ce qui se traduit par une plus grande facilité de reconduction d'un bénéfice d'accroissement d'effectif d'une année à la suivante ;

- augmentation des chances de rencontrer sur une région de l'aire d'habitat soit des conditions météorologiques favorables à la multiplication, soit des stations acridiennes jusqu'alors non colonisables.

Ainsi la pérenité de l'espèce est mieux assurée par l'apparition de la phase grégaire en l'absence de possibilité de diapause embryonnaire et imaginale. On peut dire que la phase grégaire accroît considérablement les capacités destructrices du criquet migrateur après le déclenchement d'une invasion généralisée. **Le maintien de l'espèce dans sa phase solitaire, en densité faible, constitue la seule solution économique du problème acridien.**

Le passage de la phase solitaire à la phase grégaire, ou transformation phasaire, est un événement rare nécessitant des circonstances bien particulières. La compréhension de cette transformation phasaire ne peut se faire qu'à partir de l'étude des populations solitaires, de leur dynamique et en particulier de leurs possibilités d'accroissement numérique et de concentration. C'est en effet des facteurs nombre et densité que dépend le déclenchement du processus de grégarisation. Il nécessite chez le criquet migrateur malgache le groupement d'environ 2000 adultes par hectare. Les individus commencent alors à présenter des caractéristiques de la phase *transiens*, c'est à dire d'un état intermédiaire entre les solitaires et les grégaires types. **Le problème acridien revient alors à étudier dans quelles conditions les populations solitaires naturelles du criquet migrateur malgache peuvent atteindre la densité critique au-delà de laquelle le processus de transformation phasaire s'amorce.** Si cette question trouve ici une réponse des enseignements considérables pourront en être tirés par un service de prévention acridienne tel qu'il existe actuellement à Madagascar.

Figure 1. Aire d'habitat du Criquet Migrateur Malgache, aire de grégarisation (A) et zones d'origine des trois derniers départs d'invasion (B,C,D).



Cette étude des possibilités d'accroissement numérique des populations solitaires n'est pas sans poser de nombreux problèmes ne serait ce que par la faible densité des populations rendant leur détection difficile. Contrairement aux individus de la phase grégaire qui ont fait l'objet de nombreuses études de terrain, **les individus solitaires demeurent fort mal connus.**

A Madagascar après les travaux de pionniers de ZOLOTAREVSKY (1929, 1933, 1934) et de FRAPPA (1937, 1938, 1948), les recherches acridiennes prennent leur essor à partir de 1958 sous l'impulsion de TETEFORT. Les travaux de cet auteur, seul tout d'abord puis en collaboration avec WINTREBERT, permettent de préciser de nombreux points de la biologie des populations solitaires du criquet migrateur malgache (TETEFORT, 1953, 1959, 1966a, 1969 ; TETEFORT et WINTERBERT, 1963, 1966 ; WINTREBERT, 1969). Le cycle biologique est clarifié et quatre reproductions annuelles sont individualisées : R1, reproduction de saison fraîche, R2, R3 et R4, reproductions de saison chaude.

L'un des acquis les plus fondamentaux réside dans la mise en évidence de la possibilité de déplacements à grande distance des individus solitaires (TETEFORT, 1966b ; TETEFORT et al., 1966). Bien que l'importance réelle de ces déplacements demeure inconnue à l'époque, plusieurs hypothèses ont été formulées par TETEFORT. Elles permettent d'envisager des échanges saisonniers entre l'ensemble de l'aire d'habitat de l'espèce et l'aire de grégarisation (d'où partent les invasions généralisées) représentée par une étroite bande côtière s'étendant, au sud-ouest de l'île, du nord de Tuléar au Cap Sainte Marie (figure 1). Il y aurait ainsi une importante émigration d'ailés de la première reproduction de saison chaude (R2) vers les foyers du littoral sud et sud-ouest au mois de décembre. Un mouvement inverse en début de saison fraîche permettrait le repeuplement de l'ensemble de l'aire d'habitat.

De récents travaux portant sur des dénombrements de populations ont permis une première vérification de ces hypothèses en mettant en évidence localement des arrivées et des départs de populations aux époques et dans les régions prévues par TETEFORT (LECOQ, 1972a ; LAUNOIS, 1972a). Dernièrement le travail de LAUNOIS (1974a) montre que ces déplacements de populations solitaires doivent avoir un caractère très général. **Le criquet migrateur apparaît comme un insecte méso-hygrophile** dont les exigences au point de vue hydrique ont le plus de chance de se trouver réalisées dans les régions recevant entre 50 et 100 mm d'eau par mois. La faculté de déplacement par vol permet alors aux populations solitaires de rechercher en permanence les régions dont les caractéristiques répondent le mieux à leurs besoins.

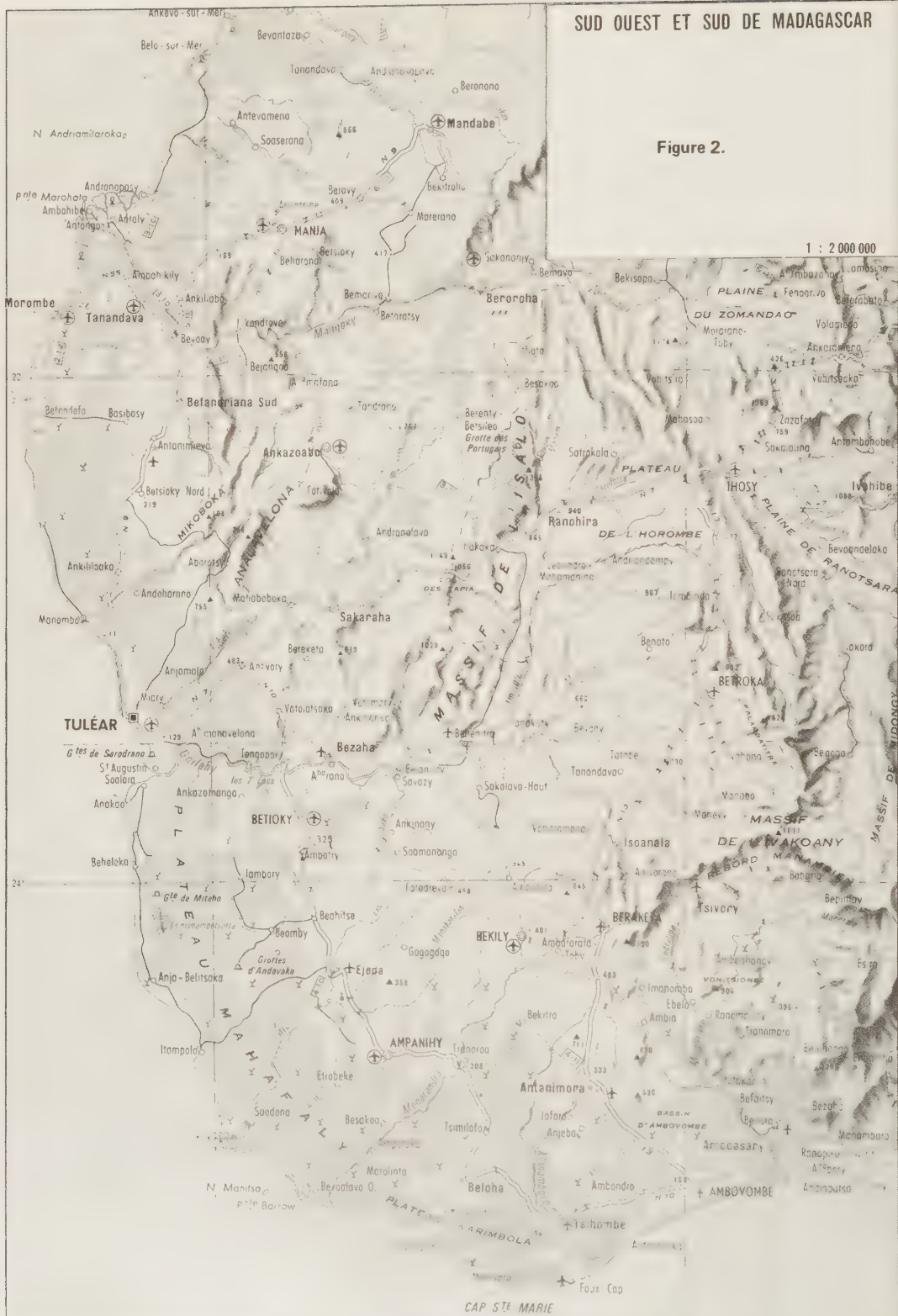
A partir des résultats de ces travaux on conçoit que cette possibilité de déplacement par vol puisse jouer un rôle dans la dynamique des populations solitaires et le déterminisme de leur transformation phasaire. Une densité suffisante peut en effet être atteinte soit par une multiplication « effrénée » à la faveur de conditions écologiques particulièrement bonnes, soit par une concentration — une densation selon le terme consacré de PASQUIER (1952) — résultant d'un déplacement d'individus vers une même région. Quelles sont les parts relatives de ces deux phénomènes ? Tel est le problème fondamental que nous nous efforcerons ici de résoudre.

A partir d'études réalisées sur des stations acridiennes de l'aire de grégarisation au niveau de la plaine côtière de Lavanono, nous nous proposons d'étudier les différents facteurs de la dynamique des populations solitaires du criquet migrateur malgache en mettant plus particulièrement l'accent sur les phénomènes de déplacement par vol. Ceux-ci seront mis en évidence et analysés précisément grâce à l'élaboration d'une méthodologie originale reposant essentiellement sur des dénombrements de population. Nous nous attacherons ensuite à étudier le déterminisme de ces déplacements, tout d'abord du point de vue de l'incitation à l'envol, à partir d'observations éthologiques de terrain et d'études expérimentales en actographe en conditions semi-naturelles. Puis nous analyserons les conditions du vol, montrant premièrement l'importance des facteurs météorologiques et plus spécialement aérologiques et deuxièmement

l'existence de facteurs statiques contribuant à orienter les vols et que nous assimilerons à de véritables couloirs de migration dont le rôle s'avèrera capital au niveau des possibilités de concentration des adultes solitaires. Enfin l'étude du potentiel reproducteur des femelles, des conditions de développement et de divers autres éléments de la dynamique des populations nous permettra de dégager l'importance des facteurs locaux de multiplication qui sera comparée à celle des déplacements par vol. Nous mettrons en évidence les rôles respectifs de ces deux éléments fondamentaux de la dynamique des populations solitaires du criquet migrateur sur le déclenchement de la grégarisation à Madagascar et nous en tirerons des conclusions pratiques applicables à un service de prévention acridienne.

SUD OUEST ET SUD DE MADAGASCAR

Figure 2.



CHAPITRE I

CONDITIONS D'ETUDE

A – LE MILIEU

Les stations retenues pour l'étude de la dynamique des populations solitaires du criquet migrateur malgache sont situées sur la plaine côtière de Lavanono, à la pointe sud de la Grande Ile (figure 2). Cette plaine fait partie intégrante de l'aire de grégarisation du criquet migrateur. Elle a été choisie du fait de sa virulence au cours des années passées dans la genèse des manifestations acridiennes et de par la masse d'archives qui étaient disponibles pour cette région depuis 1963.

I – DESCRIPTION TOPOGRAPHIQUE ET NATURE DU SUBSTRAT PEDOLOGIQUE

Dans son ouvrage sur la géomorphologie de l'Extrême-Sud de Madagascar BATTISTINI (1965) donne de la plaine de Lavanono la description suivante (voir figures 2 et 3) : «A l'ouest du Cap Sainte Marie, à partir d'Ambalanosy, une plaine côtière d'abord très étroite, puis de plus en plus large vers l'ouest, s'interpose entre la mer et le grand talus abrupt qui constitue, comme au Cap Sainte Marie, la bordure du plateau (Karimbola). Cette plaine côtière atteint 4 km à Lavanono, à 25 km à l'ouest de l'extrémité du Cap Sainte Marie. Elle est dominée en un endroit par un piton résiduel, le Vohipaho, sorte de butte témoin laissée en arrière lors du recul du grand talus intérieur entre Lavanono et l'enracinement du Cap Sainte Marie. A Malaimpioka, elle s'interrompt brusquement ; on retrouve sur 5 km une retombée en pente plus douce du plateau intérieur vers la mer (...). A partir de Tsivaha, la plaine côtière reparaît, toujours dominée dans sa partie interne par la continuation du grand talus intérieur».

Cette plaine de Lavanono est l'amorce de la plaine côtière Mahafaly qui s'étend sans interruption sur plus de 200 km de longueur vers le nord, jusqu'à l'embouchure de l'Onilahy et qui atteint par endroits 15 km de largeur. Cette vaste plaine côtière constitue l'une des principales régions de l'aire de grégarisation du criquet migrateur.

La plaine de Lavanono est constituée par un glacié légèrement incliné vers le sud-ouest, limité par une dune côté mer et par le talus lavanonien (ou falaise) dans sa partie interne (figure 4). Le glacié est composé de pédiments calcaires arrachés au rebord du plateau Karimbola. Les sols sont formés de sables jaunes colluviaux de bas de pente. Ce sont des sols peu évolués, riches en calcaire, meubles et de texture fine mais avec une fraction sableuse parfois d'importance notable lorsque la roche mère est un grès calcaire.

II – ASPECTS CLIMATIQUES

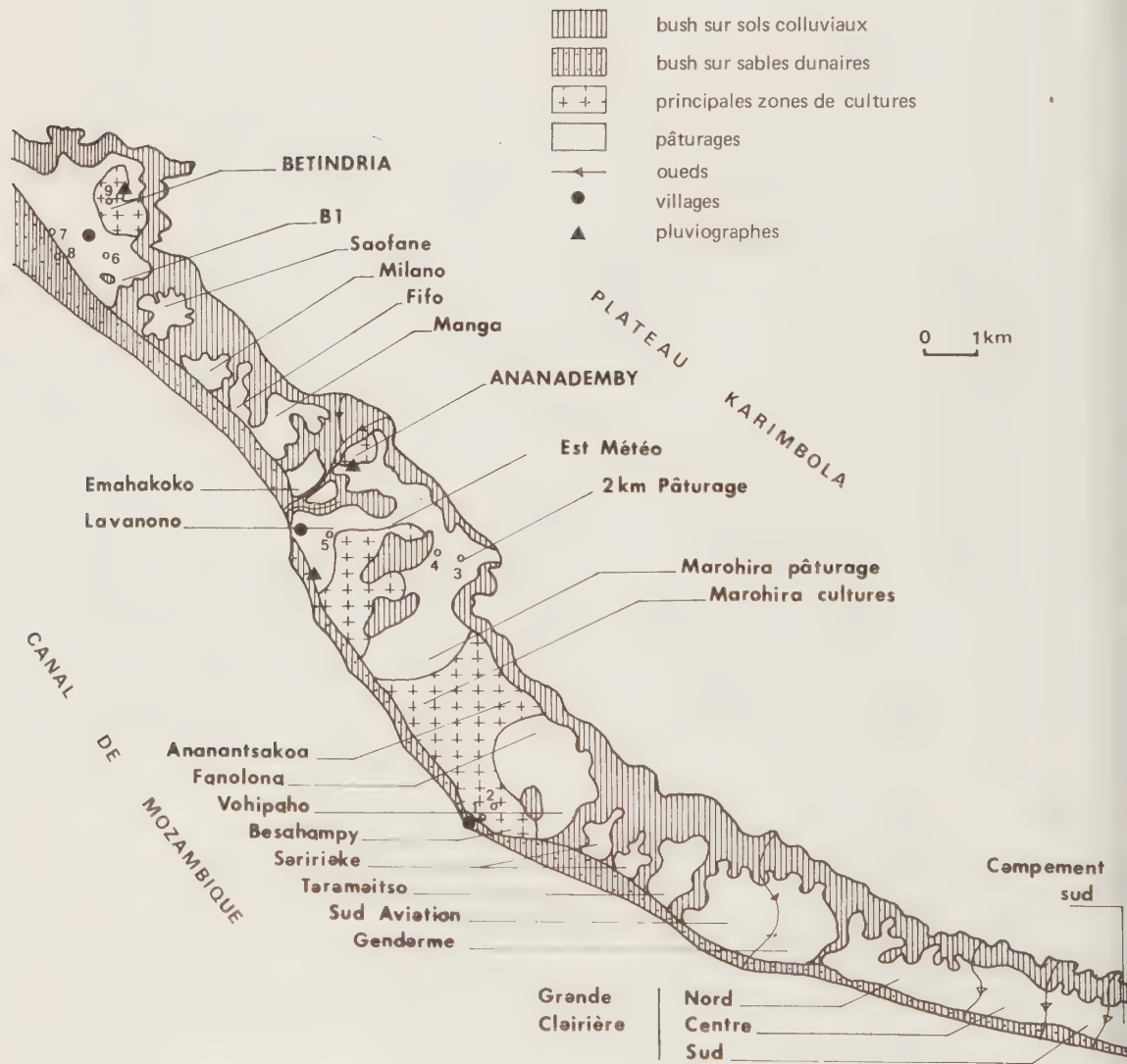
Selon la classification de HUMBERT et COURS DARNE (1965) la plaine de Lavanono est située en climat semi-aride avec des précipitations annuelles inférieures à 400 mm, une température du mois le plus frais très peu inférieure à 20° C. et de 9 à 11 mois biologiquement secs (figure 5). D'après RIQUIER (1958) le climat est de type tropical aride et très sec. Cette dernière dénomination nous paraît mieux adaptée et traduit bien l'existence d'un déficit en eau permanent tout au long de l'année.

1. Températures

Dans l'Extrême-Sud, comme partout ailleurs à Madagascar, il y a une saison chaude qui dure d'octobre à avril (avec des températures maximales moyennes de

Figure 3. La plaine côtière de Lavanono. Toponymie et principales formations végétales.

05 Zones de prélèvements pour analyses de sols



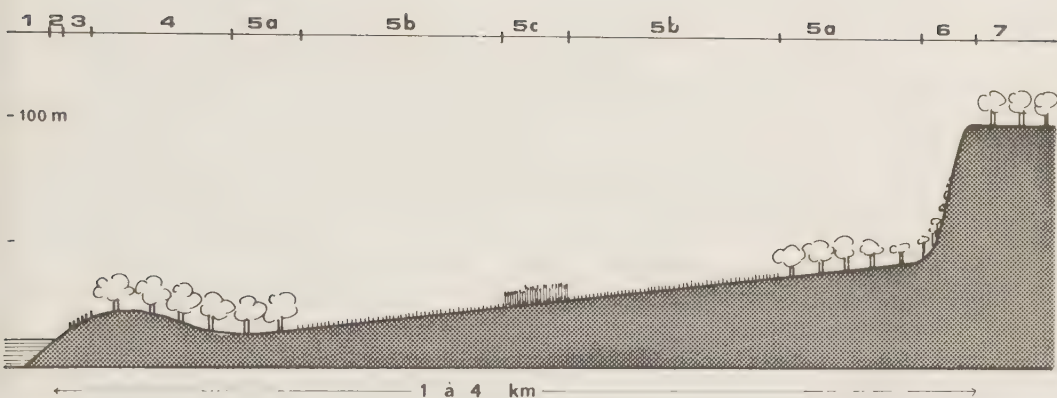


Figure 4. Coupe transversale schématique de la plaine côtière de Lavanono.

- 1 canal de Mozambique
- 2 estran
- 3 formations dunaires herbacées
- 4 bush sur sables dunaires (riche en *Euphobia stenoclada* ou *famata*)
- 5 glacis de sols colluviaux occupé soit par le bush (a), soit par des pâturages à *Cenchrus c.* ou à *Panicum p.* (b), soit par des cultures et des friches (c).
- 6 falaise (rebord du plateau Karimbola)
- 7 plateau Karimbola (couvert de bush).

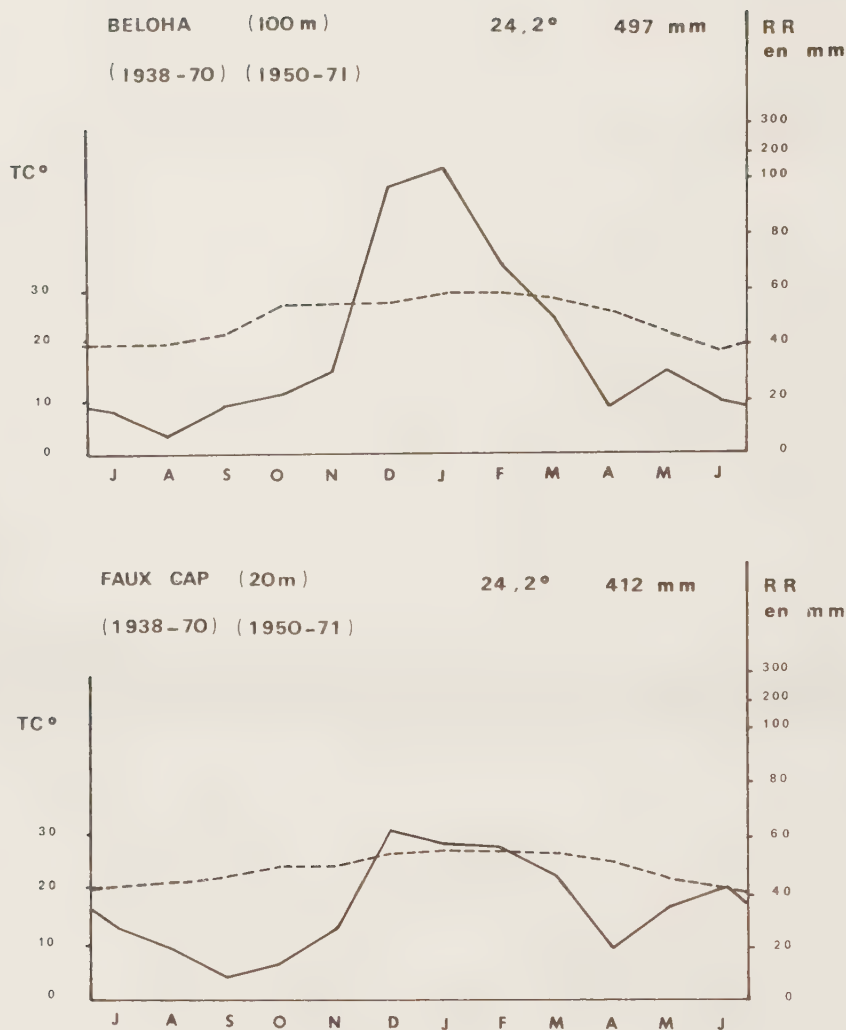


Figure 5. Diagrammes ombrothermiques de Beloha et de Faux-Cap (d'après Darnhofer, 1973).

TC° Température moyenne mensuelle

RR Précipitations moyennes mensuelles

A côté de l'indication du nom de la station on trouve successivement :

- l'altitude de la station
- la température moyenne annuelle
- la hauteur moyenne annuelle des précipitations
- la période de référence de la température moyenne mensuelle
- la période de référence de la hauteur d'eau moyenne mensuelle.

N.B. : Ce genre de diagramme sert normalement à comparer les apports en eau (précipitations) et les pertes (évapotranspiration). Du fait de l'insuffisance des données ce dernier paramètre est ici exprimé schématiquement par la température.

28° C. en janvier à Beloha, à 30 km au nord de Lavanono) et une saison dite fraîche avec un minimum en juin et juillet (19° C., température minimale moyenne à Beloha). Par rapport au reste de l'île l'Extrême-Sud se caractérise par une température moyenne annuelle moins élevée et par des variations thermiques annuelles et diurnes nettement plus importantes.

2. Vents

Le vent est d'une importance fondamentale aussi bien par son rôle dans la formation du temps et du climat (déplacement des différentes masses d'air) que par son influence sur le transport des insectes.

Le régime du vent est avant tout fonction de la situation barométrique, secondairement des conditions thermiques et orographiques. Au point de vue situation barométrique Madagascar est soumis en général à l'influence d'un alizé de sud-est qui trouve son origine dans la grande cellule anti-cyclonique située au sud de l'Océan Indien (figure 6). Pendant l'été austral le nord de l'île est placé sous l'action du couloir dépressionnaire équatorial (la zone de convergence intertropicale, ZCIT*) tandis que l'ouest est influencé par une faible dépression sur le canal de Mozambique. La saison fraîche se marque par un éloignement vers le nord de la zone de convergence intertropicale, la disparition de la basse pression du canal de Mozambique, le renforcement de l'anti-cyclone indien et le passage plus fréquent de fronts froids d'air polaire sur l'Extrême-Sud.

L'Extrême-Sud de Madagascar reste donc presque en permanence sous l'influence d'un fort alizé d'est à sud-est. Cependant à la suite d'un affaiblissement du gradient barométrique, du fait de l'influence d'une zone dépressionnaire, un système de brise de mer — brise de terre peut se développer. Il provoque alors le long de la côte une variation journalière très marquée de la direction et de la vitesse du vent. Bien que ce système de brise soit surtout sensible au nord d'Androka il peut s'établir sur la région de Lavanono lorsque l'alizé est suffisamment affaibli. En moyenne, à Lavanono, on note une rotation du vent au cours de la journée avec une intensité maximale entre 14 et 16 heures pour l'alizé de sud-est (20 km/h en moyenne). Lorsqu'elle peut se former la brise de terre apparaît le soir venant du nord-est (force moyenne 15 km/h). La direction du vent s'inverse en fin de nuit et en début de matinée s'installe la brise de mer de direction sud-ouest qui persiste environ entre 8 et 12 heures avec une force moyenne de 15 km/h.

La zone de convergence intertropicale peut, occasionnellement, intéresser le Sud de Madagascar et y provoquer des perturbations importantes des populations acridiennes.

3. Pluies

La plaine de Lavanono est comprise dans la zone où la pluviosité annuelle moyenne est inférieure à 400 mm. Les pluies sont rares, irrégulièrement distribuées, avec un maximum statistique en janvier et février et un minimum de juillet à octobre. Un fait intéressant est l'existence d'un deuxième maximum pluviométrique en mai, le principal restant malgré tout celui de saison chaude (figure 7).

La courbe des pluies de l'année moyenne ne donne cependant qu'une idée erronée de la réalité. Le fait essentiel demeure l'extrême irrégularité des précipitations à tous les niveaux :

- totaux pluviométriques annuels : de 234,6 mm à 540,3 mm entre 1963 et 1973 sur Lavanono ;
- nombre de jours de pluies : de 36 à 68 au cours de la même période ;

* Dans la suite de l'ouvrage l'auteur entend par front intertropical (ou FIT) la trace au sol de la surface de discontinuité liée à la zone de convergence intertropicale et séparant les masses d'air sec des masses d'air humide (mousson)

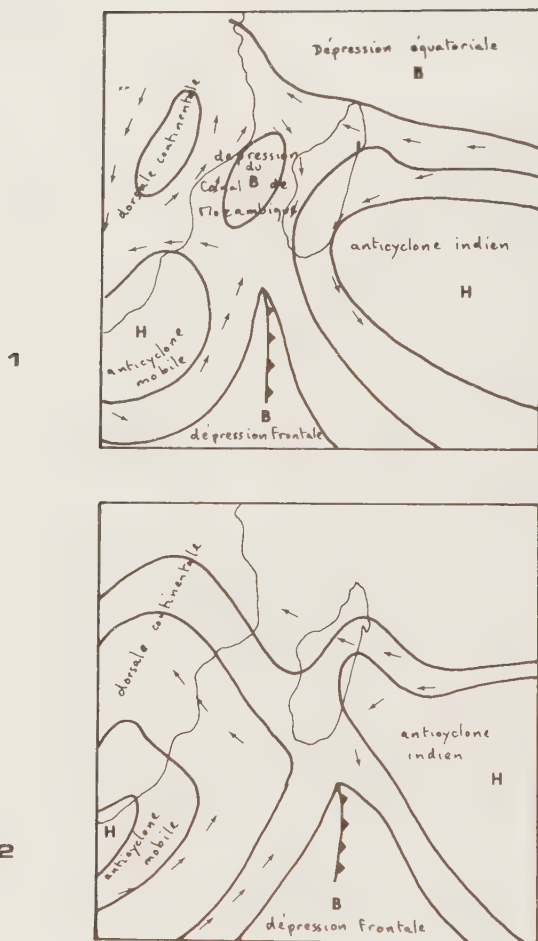


Figure 6. Situations barométriques types sur Madagascar.

1 — de saison chaude

2 — de saison fraîche.

H zones de hautes pressions

B zones de basses pressions

Les flèches indiquent le sens général du déplacement de l'air.

— répartition des pluies au cours de l'année : plusieurs mois consécutifs peuvent être entièrement secs tandis qu'en 24 heures il peut tomber environ la moitié de ce qui tombe dans une année normale.

Une telle irrégularité des pluies a évidemment des répercussions importantes au niveau de l'acridien et en particulier du développement embryonnaire.

Les pluies sont d'origines diverses :

— passage de fronts froids d'origine polaire sur l'Extrême-Sud ; ce phénomène est surtout marqué pendant l'hiver austral et il est largement responsable de l'atténuation du caractère saisonnier des pluies ;

— descente du front intertropical ;

— passage d'une dépression cyclonique.

Les pluies d'origine convectionnelle thermique pure demeurent rares (DARNHOFER, 1973).

4. Conditions climatiques optimales pour le criquet migrateur

D'après les travaux de LAUNOIS (1974a) il est possible de préciser les conditions climatiques à l'intérieur desquelles le criquet migrateur malgache a le maximum de chances de rencontrer son optimum de développement et de croissance.

Le criquet migrateur — insecte mésohygrophile — se rencontre préférentiellement dans les régions où la pluviométrie moyenne mensuelle est comprise entre 50 et 100 mm, la température entre 25 et 30° C. et l'humidité relative de l'air entre 50 et 70 % (moyennes mensuelles sous abri).

La figure 7 indique l'évolution pluviométrique moyenne sur Lavanono au cours des dix dernières années et situe la probabilité de réalisation d'une pluviométrie optimale pendant un, deux ou trois mois consécutifs. La figure 8 constitue un climatogramme acridien figurant, pour Beloha, l'évolution moyenne annuelle de la température et de l'humidité relative. Le milieu est favorable à l'acridien de novembre à avril avec une forte probabilité en janvier de rencontrer des conditions pluviométriques favorables pendant plusieurs mois consécutifs.

5. Particularités des saisons 1971/72 et 1972/73

Au cours de la période étudiée les renseignements climatologiques ont été collectés grâce à une station installée à 1 km au SSE du village de Lavanono (figure 3). Par ailleurs un pluviographe a été installé sur chacune des deux stations d'étude et un anémographe sur le plateau Karimbola, à 4 km au nord-est de Lavanono. Les données météorologiques détaillées seront fournis dans l'ouvrage au fur et à mesure des besoins. Le tableau 1 résume brièvement quelques caractéristiques essentielles des saisons chaudes et fraîches d'octobre 1971 à avril 1973.

Tableau 1. Résumé de quelques caractéristiques climatologiques.

	RR	T° C	Déficit en eau
Saison chaude 71/72	197,8	25,5	196,9
Saison fraîche 1972	188,8	20,5	105,6
Saison chaude 72/73	292,8	25,3	195,2

RR précipitations en millimètres

T° C température moyenne

Déficit en eau (moyenne par mois) en mm

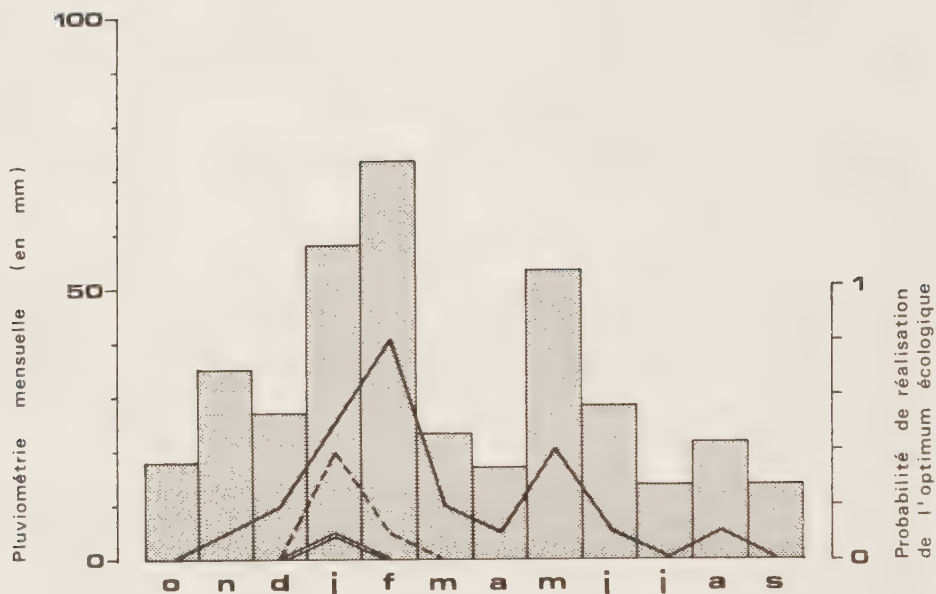


Figure 7. Evolutions comparées de la pluviométrie mensuelle sur Lavanono et de la probabilité de réalisation de l'optimum écologique du Criquet Migrateur pendant un, deux ou trois mois consécutifs. Moyennes de 1963 à 1973.

Moyenne annuelle : 384,3 mm en 50 jours.

Probabilité de réalisation de l'optimum pluviométrique pendant :

- 1 mois
- - - 2 mois consécutifs
- === 3 mois consécutifs

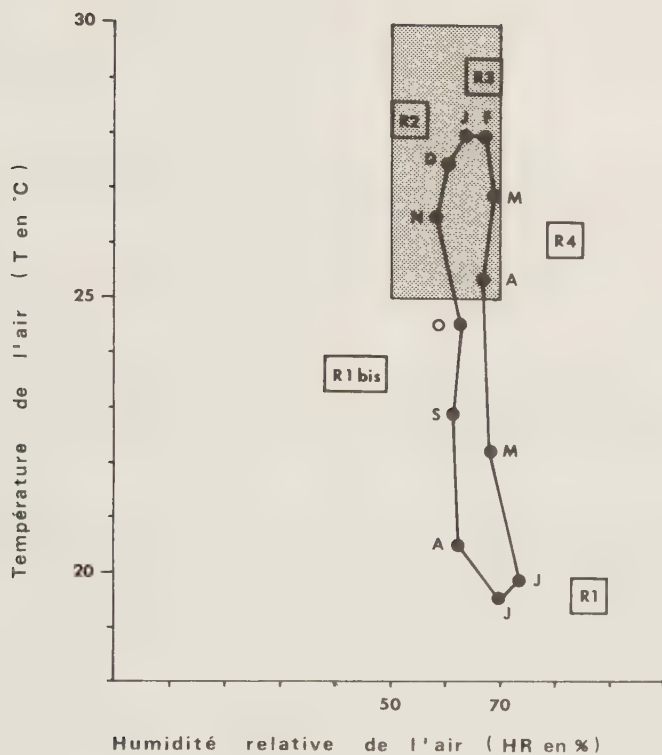


Figure 8. Climatogramme acridien de Beloha. Modifié d'après Têtefort et Müller, 1972.
T température moyenne de l'air (1940-47)
HR humidité relative moyenne de l'air (1940-60)
Zone grise : conditions optimales pour l'activité du criquet migrateur malgache.

La température moyenne est sensiblement la même pour les deux saisons chaudes. La pluviométrie, plus abondante en 1972/73, est également plus irrégulièrement répartie. De longues périodes sèches pouvant excéder 2 mois séparent les épisodes pluvieux. Cette répartition très irrégulière des pluies a évidemment été désastreuse tant au niveau de l'insecte qu'à celui de la production agricole.

En définitive ce sont les précipitations qui, par leur abondance et leur répartition, constituent d'une année à l'autre le principal facteur de variation.

III – VEGETATION : COMPOSITION FLORISTIQUE ET EVOLUTION PHENOLOGIQUE

Comme toute la bordure côtière sud-ouest de l'île bénéficiant d'un climat aride, la plaine de Lavanono est recouverte d'un bush à xérophytes (figures 2 et 3). Avec KERAUDREN (1961) on peut distinguer trois strates :

- arborée : à *Didiera*, *Alluaudia*, Euphorbes arborescentes, baobabs ;
- lianescente : principalement à Asclépiadacées, Cucurbitacées et Vitacées ;
- inférieure : à Acanthacées, Kalanchoe, Aloe,... Les formations herbacées graminéennes y sont rares.

Toutes les plantes présentent de nombreuses formes d'adaptation à la sécheresse. L'aspect général de ce bush est celui d'une brousaille grisâtre, avec des arbres aux formes étranges, serpentiformes ou en bouteille, ne donnant pratiquement aucune ombre. Cependant, dès qu'il pleut cette végétation se garnit en quelques jours de fleurs délicates aux tons éclatants (BATTISTINI, 1965).

Sur la plaine de Lavanono, ainsi qu'en de nombreux endroits, cette formation de bush a été dégradée par les brûlis successifs. De nombreuses clairières de défrichement sont ainsi apparues. Elles sont actuellement occupées soit par des formations herbacées graminéennes vouées au pâturage, soit par des cultures et des friches. Ce sont ces formations qui constituent les biotopes du criquet migrateur, insecte essentiellement graminivore comme l'a montré récemment LAUNOIS-LUONG (1975) par une étude du régime alimentaire dans les conditions naturelles.

Les pâturages de la plaine côtière présentent un spectre floristique très pauvre et deux graminées essentielles forment chacune des peuplements presque purs se juxtaposant en une immense mosaïque :

- *Panicum pseudovoeltzkovii*, espèce graminéenne formant un tapis végétal très ras d'environ 10 cm de hauteur (pelouse) reverdissant aux moindres pluies et résistant bien au surpâturage ;
- *Cenchrus ciliaris*, formant un tapis d'une cinquantaine de centimètres de hauteur moyenne (steppe), moins résistant au surpâturage sous l'influence duquel il tend à céder la place au *Panicum*.

Ces pâturages sont développés uniquement sur les sols colluviaux de la plaine où ils occupent environ 1988 hectares sur les 2691 hectares de clairières de la plaine de Lavanono. Le reste est représenté par des cultures et des friches soit sur sols colluviaux (595 hectares) soit sur sables dunaires (108 hectares).

Les zones de friches offrent une plus grande diversité spécifique. Parmi les graminées essentielles on peut citer : *Cenchrus ciliaris*, *C. biflorus*, *C. equinatus*, *Tricholaena monachne*, *Eragrostis cylindriflora*, *E. ciliaris*, *E. poaoides*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Eneapogon cenchröides*, *Panicum pseudovoeltzkovii*, *Cleome tenella*, *Sonchus oleraceus*,... Pour une description plus complète des associations herbacées de cette région on se reportera à l'important ouvrage de DURANTON (1975).

Les champs sont le plus souvent clos de haies vives de sisal ou d'*Opuntia* (raketa en langue vernaculaire). Les principales plantes cultivées sont le sorgho, le maïs, les patates douces, diverses légumineuses et cucurbitacées.

L'évolution saisonnière de la végétation est très irrégulière. L'acmé de la période



Figure 9. Evolution phenologique de la végétation sur la station de Betindria au cours de la saison 1972/73.
Deux graminées représentatives des zones de friches ont été choisies comme exemple :
Eragrostis ciliaris et *Eneapogon cenchroides*.

RR précipitations en mm
H hauteur moyenne des pieds de *Eneapogon c.* en cm.
état de la végétation : 1, début de turgescence
2, pleine turgescence
3, dessèchement.

active se situe en moyenne vers les mois de février et mars. Cependant, d'après DURANTON (1973, 1975 et c.p.), le déterminisme climatique de l'évolution du tapis végétal est ici supplanté par un déterminisme météorologique qui traduit une adaptation à des conditions pluviométriques très irrégulières. La saison 1972/73 en fournit un exemple typique (figure 9). Trois cycles végétatifs complets correspondent chacun à une période pluvieuse : le premier de ces cycles démarre à la suite de pluies abondantes à la fin du mois de novembre 1972, le second en janvier et le troisième à partir de la mi-avril en début de saison fraîche. Paradoxalement la végétation atteint son développement maximum au cours de ce troisième cycle et non pas en saison chaude, essentiellement à cause de la longueur des périodes sèches. Ces remarques prendront toute leur importance lors de l'étude du rendement ovarien des femelles.

IV — LES STATIONS D'ETUDES BIOLOGIQUES INTENSIVES

Au sein de la vaste plaine côtière de Lavanono, de près de 30 km de longueur, les données collectées dans les archives ont permis de retenir pour leur intérêt deux stations d'étude : Betindria et Ananademby (figure 3).

La clairière de Betindria est située dans la partie nord de la plaine de Lavanono. Elle couvre environ 280 hectares dont 188 de pâturages, 85 de cultures sur sables colluviaux et 7 de cultures sur sables dunaires. La station d'étude proprement dite couvre une quarantaine d'hectares de cultures, de friches et de lambeaux de pâturages au nord-est de la clairière dans une sorte de cirque limité par le rebord en falaise du plateau Karimbola (figure 10).

La clairière d'Ananademby est située à 7 km au sud-est de celle de Betindria. Son organisation fondamentale est identique. Elle couvre 106 hectares dont 73 de pâturages et 33 de cultures. La station d'étude est constituée par une zone de cultures et de friches d'environ 26 hectares au nord-ouest de la clairière (figure 11).

Dans l'ensemble Ananademby est une clairière de formation récente et le *Cenchrus* y domine au niveau des pâturages. Betindria apparaît au contraire comme une clairière plus ancienne. La proximité d'un village et la présence de nombreux enclos à zébus rendent le surpâturage nettement plus important. La graminée dominante est d'ailleurs le *Panicum* ; les plages de *Cenchrus* sont plus rares et plus rases que sur Ananademby.

B — ASPECTS METHODOLOGIQUES GENERAUX

I — CONCEPTION DES ETUDES

Les études de dynamique des populations entreprises reposent sur quelques principes méthodologiques généraux ayant guidé le choix des techniques utilisées.

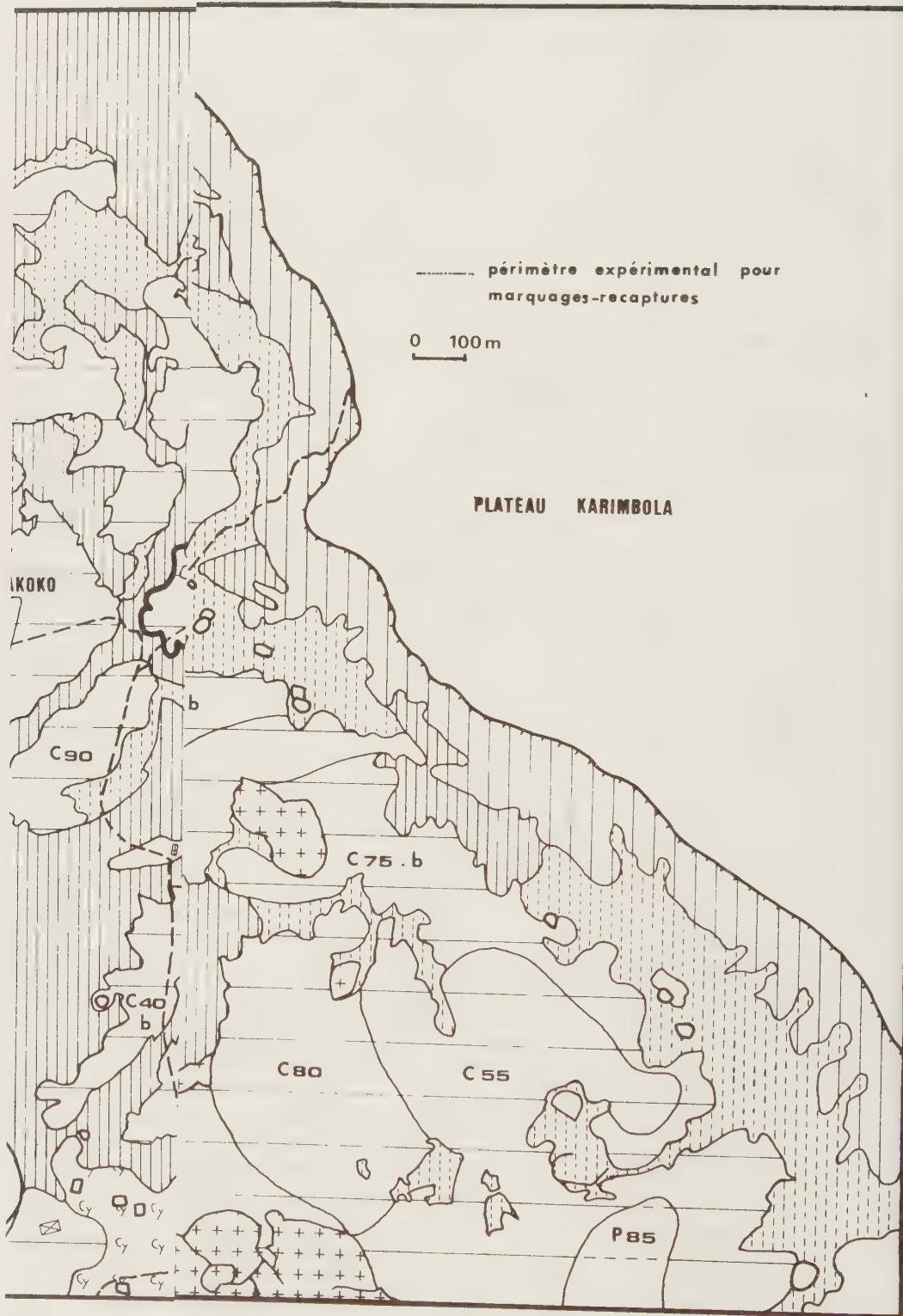
Les différents auteurs ayant étudié antérieurement le problème du criquet migrateur ont trop souvent fait appel à des généralisations hâtives à partir de l'étude de cas isolés. Il est apparu rapidement que **seules les populations prises globalement dans leur milieu naturel valaient d'être considérées**. Nous avons, dans toute la mesure du possible, évité d'avoir recours à des élevages que ceux-ci soient réalisés en insectarium ou en cage sur le terrain. Les valeurs obtenues de cette manière sont certes précises mais leur représentativité est douteuse. Elles ne concernent obligatoirement qu'un nombre limité d'individus placés dans des conditions sensiblement différentes de celles régnant sur le terrain. Nous avons alors adopté et affiné des techniques permettant d'étudier dans la nature les différents paramètres des populations du criquet migrateur. L'imprécision de chaque mesure est compensée par un plan d'échantillonnage rigoureux et la multiplication des déterminations dans des circonstances diverses.

Le criquet migrateur est, par ailleurs, un insecte très mobile évoluant rapidement. Un stade larvaire peut ne durer que 3 ou 4 jours. La seule méthode permettant de saisir



Figure 10. La station d'étude de Betindria.
Cartographie des formations végétales.

-  limites de la station d'étude
-  itinéraire de comptage à vue pour mesure de la densité
-  bush à xérophytes sur sols colluviaux
-  bush sur sables dunaires
-  bush bas de pied de falaise
-  bush dégradé
-  dunes vives
-  cultures sur sols colluviaux et haies de sisal et d'Opuntia
-  enclos pour troupeaux
-  cultures sur sables dunaires
-  steppe à *Cenchrus ciliaris*
-  pelouse à *Panicum pseudovoeltzkovii*
-  formations à *Cynodon dactylon*
-  formations à rudérales
- C85b** recouvrement végétal en % dans les formations à *Cenchrus*
et présence de buissons
-  falaise
-  piste
- M** mare temporaire
-  tombeau
-  impluvium



l'intégralité des événements acridiens fait alors appel à **des études intensives sur une ou plusieurs stations fixes proches les unes des autres**. La confrontation des résultats entre stations permet de renforcer le degré de confiance à accorder à chaque mesure. Sur chaque station la **régularité et la fréquence élevée des échantillonnages** constituent les conditions **sine qua non** de la compréhension des événements acridiens.

Il s'agit en définitive de réaliser une étude du criquet migrateur où les populations des deux stations acridiennes retenues sont considérées comme deux entités biologiques. Les caractéristiques essentielles de ces dernières sont appréhendées en recourant uniquement à des techniques d'échantillonnage non «traumatisantes», c'est à dire perturbant le moins possible les populations et permettant d'apprécier la valeur réelle des différents paramètres : effectifs, densités, structure d'âge, fécondité, durées de développement,...

Nous envisagerons uniquement dans ce paragraphe les techniques générales de prospection, d'échantillonnage et de mesure des densités. Les techniques plus particulières (marquages-recaptures, étude du fonctionnement ovarien,...) feront ultérieurement l'objet de descriptions détaillées.

II — TECHNIQUES DE PROSPECTION

Chacune des deux stations acridiennes, Betindria et Ananademby, est prospectée deux fois par semaine, soit alternativement tous les deux et cinq jours. A chaque occasion un échantillon des populations imaginaire et larvaire est prélevé. Les densités des larves et des adultes sont mesurées. Diverses manipulations sont également effectuées tels les marquages (cf. chapitre 2), la mesure des distances des vols d'évitement (cf. chapitre 3), l'examen phénologique de la végétation, le relevé du pluviographe de la station, l'enregistrement des conditions météorologiques moyennes pendant la prospection, l'humidité du sol,...

III — DENOMBREMENTS DES POPULATIONS IMAGINALES

1. Echantillonnage

La station prospectée est parcourue dans son ensemble et au hasard par 3 ou 4 manœuvres capturant systématiquement au filet fauchoir tous les *Locusta* aperçus, en vol ou à terre. La faible hauteur de la végétation et l'excitabilité de l'insecte rendent le repérage facile et permettent d'assurer un bon échantillonnage. Les insectes capturés sont recensés puis relâchés en fin de prospection, à l'exception d'une vingtaine de femelles conservées pour dissection des ovaires.

2. Mesure de la densité imaginaire

La densité d'adultes par hectare est mesurée selon la méthode mise au point par LAUNOIS, ANDRIANASOLO et DURANTON (LAUNOIS, 1972a). Cette méthode repose sur une amélioration des comptages classiques consistant en un dénombrement à vue des adultes qui se lèvent, à l'approche du prospecteur, sur un itinéraire-échantillon de 100 pas. Le résultat ainsi obtenu constitue un indice d'abondance de la population présente.

Dans la méthode développée par LAUNOIS :

- le prospecteur compte uniquement les *Locusta* qui sautent ou s'envolent à l'intérieur d'une bande de 1 mètre de large et de 100 mètres de long ;
- le recensement de la population s'effectue à l'aide de plusieurs prospecteurs effectuant, sur des bandes parallèles voisines distantes de quelques mètres, des comptages simultanés et synchronisés dans leur avance.

Cette technique permet d'aboutir directement à une notion de densité. On a :

$$d = \frac{n \cdot 100}{N} \cdot C$$

- où : d densité imaginaire à l'hectare
 n nombre de criquets observés
 N nombre de comptages effectués
 C coefficient de correction tenant compte de la longueur réelle des bandes de 100 pas.

3. Examen critique

L'examen critique détaillé de la méthode est fourni par LAUNOIS (1972a). Cette méthode est simple, efficace et hautement compétitive par rapport aux comptages aux 100 pas classiques. C'est actuellement la plus précise et la mieux adaptée au travail en brousse. D'un usage très souple, elle permet de multiplier aisément les mesures, de suivre facilement les fluctuations de la densité des populations naturelles et éventuellement d'étudier leur répartition spatiale. Elle se révèle efficace en gros de 5 à plus de 10.000 individus par hectare et couvre donc largement la gamme de densité des populations solitaires et en partie celle des populations grégaires. Ses limites restent celles des comptages à vue.

Sur chacune des deux stations étudiées un itinéraire de comptage a été tracé (figures 10 et 11) adapté aux particularités locales (nombreuses haies d'*Opuntia*) et permettant d'échantillonner les différents milieux de la station. Il s'agit en réalité d'un itinéraire «pseudo-fixe» dans la mesure où les prospecteurs ne repassent pas exactement, à quelques mètres près, au même endroit afin d'éviter à la longue une détérioration du milieu pouvant amener une baisse locale de la densité. Le nombre de comptages effectués est généralement d'une quarantaine, ce chiffre pouvant varier en fonction du personnel disponible.

La cohérence des résultats obtenus dans des situations très diverses, tant par nous même que par LAUNOIS (c.p.) et ANDRIANASOLO (c.p.), constitue un gage de la validité de la méthode. Nous verrons qu'elle rend possible avec une grande sûreté d'interprétation l'étude de la succession des reproductions et la quantification des départs et des arrivées d'ailés.

IV — DENOMBREMENTS DES POPULATIONS LARVAIRES

1. Echantillonnage

Les populations larvaires sont échantillonnées par prospection systématique de l'ensemble de la station par un ou deux prospecteurs pendant un laps de temps donné de une ou deux heures. Toutes les larves observées sont capturées, recensées puis relâchées en fin de prospection.

2. Mesure de la densité larvaire

La densité larvaire est mesurée par la méthode des comptages discontinus sur carrés de 1 mètre. Le prospecteur délimite par la pensée, à quelques pas devant lui, une surface de 1 mètre carré. Il approche progressivement en comptant au fur et à mesure l'ensemble des larves qu'il repère à l'intérieur de cette surface, fouillant de plus en plus soigneusement l'ensemble de la végétation du carré. Une cinquantaine de répétitions sont ainsi effectuées au hasard sur l'ensemble de la station, les carrés étant distants de quelques mètres les uns des autres. La valeur de la densité larvaire globale à l'hectare est alors :

$$d_l = \frac{n_l \cdot 10.000}{N_l}$$

où : d_l densité larvaire par hectare

n_l nombre de larves observées

N_l nombre de comptages effectués.

La connaissance de la structure d'âge de la population larvaire permet de calculer la densité à l'hectare pour chacun des cinq stades larvaires. Cette méthode permet d'apprécier la densité larvaire jusqu'à un seuil minimal d'environ 200 larves par hectare.

3. Examen critique

Contrairement aux échantillonnages des populations imaginales la technique utilisée pour les populations larvaires n'est pas entièrement satisfaisante. L'examen des structures d'âge et de leur évolution révèle fréquemment certaines incohérences provenant indubitablement d'un biaisage des échantillonnages. Dans le but de vérifier approximativement l'importance et le sens de l'erreur réalisée nous avons procédé à une expérimentation utilisant des larves fictives en carton (LECOQ, 1972b).

Des rectangles de carton coloré de tailles différentes (correspondant aux tailles des 5 stades larvaires), sont disséminés à la volée sur le terrain au hasard d'un parcours à pied. Des manœuvres prospectent ensuite la station, ramassant systématiquement pendant une heure tous les rectangles de carton observés comme ils le feraient pour des larves véritables au cours d'une prospection normale. Trois expériences ont été ainsi réalisées avec à chaque fois une répartition par «classe d'âge» différente. Les résultats sont résumés sur la figure 12. La probabilité de recapture observée pour chaque «stade larvaire» est notablement différente de la probabilité théorique. Dans les trois expériences réalisées l'échantillonnage des populations de larves fictives en carton est biaisé en faveur des stades les plus grands, donc les plus visibles. Les stades 4 et 5 sont généralement sur-estimés et les stades 1 et 2 sous-estimés. Un test du χ^2 montre que les différences observées par rapport à la probabilité théorique de recapture sont significatives dans la plupart des cas. On comprend alors les irrégularités observées au niveau des structures d'âge. En particulier les larves de premier stade peuvent passer presque complètement inaperçues au cœur de la saison chaude, lorsque la végétation atteint son maximum de développement. Quelque soit l'habileté et le degré d'entraînement des prospecteurs cet effet persiste. Il est à remarquer que LAUNOIS (c.p.) aboutit à des conclusions identiques par marquage des larves et trouve une erreur du même ordre de grandeur que dans le cas présent, montrant par là même que la mobilité des larves a une influence moins grande que celle de la taille dans le biaisage des échantillonnages.

Ce biaisage des échantillonnages est sans importance notable pour la compréhension qualitative de l'évolution larvaire. Il se révélera par contre beaucoup plus gênant lorsqu'il s'agira d'étudier quantitativement ces populations. A l'avenir il semble que l'on puisse envisager deux possibilités pour remédier à cet inconvénient :

- amélioration de la technique d'échantillonnage,
- détermination d'un coefficient de correction.

Nous discuterons de ces deux points au chapitre 6.

V — LA NOTION DE REPRODUCTION

1. Définitions

Le criquet migrateur est un insecte à développement continu. Ses générations se succèdent sans interruption et leur individualisation dans les populations naturelles se heurte aux deux difficultés relevées par WINTREBERT (1969) :

- chevauchement des générations,
- mobilité des imagos.

Ces deux phénomènes rendent toute filiation délicate à établir aussi préférons nous, avec DESCAMPS (1962), parler de reproduction. Cependant aucun auteur à ce jour n'a défini de façon précise cette notion, pas plus que les moyens pratiques de délimiter rationnellement dans la nature chaque reproduction. Nous allons donc ici nous

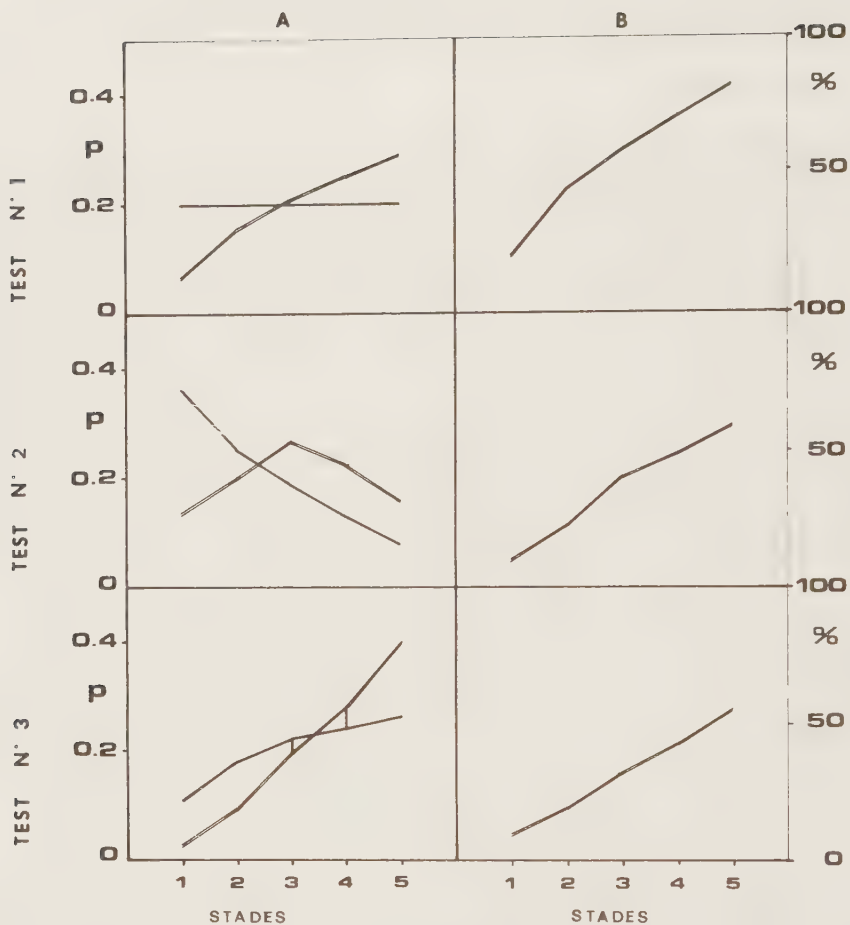


Figure 12. Résultats de trois tests d'échantillonnage sur «larves fictives» en carton.

1 à 5 «stades larvaires» (cartons de tailles différentes)

A probabilité de recapture (p) théorique ————
observée =

B pourcentage de recapture (%)

Les traits verticaux (figures A) indiquent les différences non significatives au seuil de 0.95.

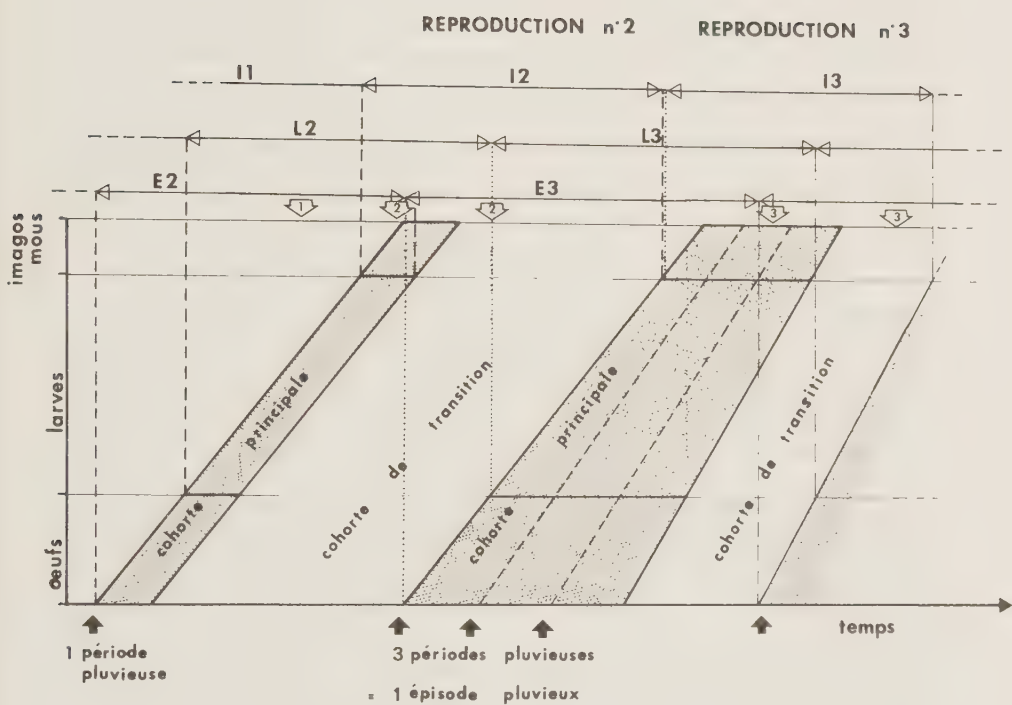


Figure 13. Individualisation des cohortes et des reproductions.

Périodes de présence des :

E œufs

L larves

I imagos

↔ 2 apports d'imagos

NB. Pour chaque cohorte la pente des droites est proportionnelle à la vitesse du développement, cf. chapitre 6 la notion de diagramme de Lexis.

efforcer de préciser un certain nombre de points de terminologie.

L'étude régulière des populations acridiennes montre qu'il est possible de distinguer des périodes successives d'accroissement correspondant à l'apparition sur la station de jeunes imagos à téguments mous, ayant effectué leur mue imaginale sur place, et représentant le terme final d'une série évolutive œufs-larves-imagos. Ces séries correspondent, au milieu des périodes sèches, à l'intercalation d'épisodes pluvieux de plus ou moins longue durée qui favorisent le développement des œufs. En climat aride la répartition des pluies joue alors un rôle capital. Il convient à ce niveau d'adopter une terminologie précise dans laquelle la valeur biologique des précipitations entre en ligne de compte. Nous définissons ainsi :

- Des **périodes pluvieuses** comme une série de plusieurs jours pluvieux consécutifs. Chaque période pluvieuse maintient une humidité édaphique suffisante pour permettre le développement embryonnaire pendant un certain temps et provoque l'apparition d'une cohorte larvaire dénommée cohorte principale.

- Chaque **cohorte principale** est ainsi définie comme un ensemble d'individus ayant commencé leur développement pendant la durée d'action d'une période pluvieuse. Elle correspond à une sélection par la pluviométrie au sein d'une population d'œufs déposés en continu par des individus d'origines diverses.

- Une succession rapprochée de périodes pluvieuses définit un **épisode pluvieux** ; intervalle de temps pendant lequel une succession de périodes pluvieuses entretient, malgré l'existence de journées sans pluies, une humidité édaphique suffisante pour que tous les œufs déposés dans le sol puissent se développer en permanence.

- Chaque épisode pluvieux comporte une, deux, trois,... périodes pluvieuses se succédant à des intervalles de temps variables mais toujours tels que l'humidité reste constamment suffisante pour le développement des œufs. La première de ces périodes pluvieuses succédant à une longue période sèche correspond aux **pluies primaires**.

Les **reproductions** sont alors définies par l'ensemble des cohortes principales correspondant à un épisode pluvieux et sans qu'existe entre elles aucune possibilité de filiation directe (figure 13). Les reproductions sont individualisées d'autant plus facilement que les épisodes pluvieux correspondants sont brefs (à la limite réduit à une seule période pluvieuse) et séparés par des périodes sèches de longue durée. Lorsque les cohortes principales se succèdent sans interruption pendant un long intervalle de temps, les reproductions successives sont individualisées en tenant compte des possibilités de filiation qui se marquent généralement par une importance numérique différente des deux reproductions successives.

L'intervalle de temps compris entre les dates d'apparition des jeunes imagos à téguments mous de deux reproductions successives définit la **période de présence** des imagos de la première reproduction. Il est évidemment possible de définir des périodes de présence aux niveaux embryonnaire et larvaire ; elles sont, par rapport à la période de présence imaginale, décalées d'un laps de temps correspondant aux durées de développement.

Au niveau imaginal la mobilité des individus fait que chaque population est le plus souvent hétérogène et constituée en partie de tous les individus ayant émergé sur la station au cours de la période de présence de la reproduction considérée, en partie de tous les individus étrangers ayant immigré sur la station au cours de cette même période. Dans le premier cas nous parlerons d'**imagos autochtones**, ayant effectué leur développement sur la station étudiée dans le second d'**imagos allochtones**, s'étant développés sur une station étrangère et ayant immigré à l'état imaginal jusqu'à la station étudiée. Ces imagos porteront la nomenclature de la reproduction locale présente au moment de leur arrivée.

Chaque reproduction est ainsi définie au départ sur un plan strictement local.

Cette méthode permet dans la plupart des cas de replacer logiquement, dans un cadre naturel objectif, tous les événements extérieurs et en particulier les apports d'individus allochtones. Elle se révèle cependant insuffisante dans un cas particulier, en réalité assez rare, lorsque l'évolution locale est insignifiante (ne peut être mise en évidence par les techniques d'échantillonnage utilisées) et que toute la population locale prend naissance à partir d'une arrivée massive d'immigrants. La date d'arrivée sur la station de cette population allochtone marque alors le début d'une nouvelle reproduction.

Signalons enfin que l'intervalle entre deux cohortes principales successives correspond à ce que nous appellerons une **cohorte de transition**. Celle-ci, du fait de la définition même des épisodes pluvieux, représente une population d'œufs n'ayant pu commencer leur développement faute d'une humidité édaphique suffisante. Dans la pratique quelques œufs parviennent généralement à se développer à la faveur de micromilieus favorables, provoquant l'apparition de larves en dehors des périodes de présence des cohortes principales.

2. Nomenclature de TETEFORT et WINTREBERT (1963)

TETEFORT et WINTREBERT (1963) ont établi une nomenclature des reproductions successives du criquet migrateur malgache au cours d'une année moyenne. Quatre reproductions sont distinguées (tableau 2), 3 de saison chaude et une de saison fraîche. Chaque reproduction est symbolisée par la lettre R affectée d'un indice indiquant le rang de la reproduction et suivi d'un nombre correspondant à l'année : R2 72 par exemple.

Nous conserverons cette nomenclature pour la suite de cet exposé malgré les remarques et critiques émises précédemment par différents auteurs (LE BERRE, 1972 ; LAUNOIS, 1972b ; LECOQ, 1973). Seules quelques modifications de détail seront apportées en particulier en ce qui concerne la mise en évidence d'une reproduction supplémentaire de saison fraîche. Nous distinguerons ainsi la R1, reproduction de début de saison fraîche, et la R1 bis, reproduction de fin de saison fraîche. Du fait des densités généralement faibles l'individualisation de ces reproductions nécessite des études précises et des prélèvements fréquents ; le non respect de ces conditions explique leur confusion dans la nomenclature classique. D'après les archives, ces deux reproductions semblent fréquentes sur la plaine côtière. Leur existence dépend cependant des conditions pluviométriques et n'est nullement obligatoire.

Tableau 2 — Nomenclature des reproductions du criquet migrateur à Madagascar ; d'après TETEFORT et WINTREBERT (1963).

Reproductions	Dénomination	Période de présence	
		Larves	Adultes
R1	Reproduction de saison fraîche ou 1ère reproduction des stations permanentes	Juin Juillet Août Septembre	Août Septembre Octobre Novembre
R2	1ère reproduction de saison chaude ou 2ème reproduction des stations permanentes	Octobre Novembre Décembre	Novembre Décembre Janvier
R3	2ème reproduction de saison chaude ou 1ère reproduction des jachères et clairières	Décembre Janvier Février Mars	Janvier Février Mars Avril
R4	3ème reproduction de saison chaude ou 2ème reproduction des jachères et clairières	Mars Avril Mai Juin	Avril Mai Juin Juillet

CHAPITRE 2

LES DEPLACEMENTS DES POPULATIONS IMAGINALES SOLITAIRES

INTRODUCTION

L'étude générale du cycle annuel du criquet migrateur sur la plaine de Lavanono montre de façon intuitive que des apports et des départs d'adultes solitaires se produisent régulièrement.

Si les vols diurnes des grands acridiens migrants constituent un phénomène classique, le vol des individus solitaires (probablement nocturne et isolé) représente par contre une découverte relativement récente. Il est noté pour la première fois en Inde chez le Criquet du désert, *Schistocerca gregaria* FORSK., par RAMCHANDRA RAO (1936). De tels déplacements sont ensuite signalés par KENNEDY (1939) et VOLKONSKY (1942). Chez le criquet migrateur ils sont soupçonnés pour la première fois par RAMCHANDRA RAO (1938) puis par RAMCHANDRA RAO et BHATIA (1939). Au Mali, DAVEY (1953, 1956), REMAUDIERE (1954) leur consacrent plusieurs études dans le cas du criquet migrateur africain, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. A Madagascar nous avons signalé que les travaux de TETEFORT (1966b) et de TETEFORT, DECHAPPE et RAKOTOHARISON (1966), basés sur plusieurs campagnes de marquages, indiquent également l'existence de déplacements à grande distance du criquet migrateur malgache. Plus récemment nos propres travaux (LECOQ, 1972a) et ceux de LAUNOIS (1972a) confirment l'existence de déplacements saisonniers chez cette sous espèce. Cependant l'importance de ces déplacements demeurerait à ce jour inconnue. Leur étude restait délicate faute d'une méthodologie adaptée. Dès 1969-70 nous avons réalisé une première tentative en ce sens qui nous a permis de montrer l'existence de deux types fondamentaux de déplacements : **intra-stationnels** et **inter-stationnels** (LECOQ, 1972a).

Les déplacements intra-stationnels représentent les déplacements de l'insecte à l'intérieur de son milieu. Ils sont soit désordonnés et correspondent alors à l'activité spontanée de l'insecte, soit orientés et permettent la recherche d'un lieu de ponte, de prise de nourriture ou le maintien en position mésophile. Il est à remarquer que des déplacements orientés surviennent essentiellement dans des biotopes à fort gradient hydrique, axés par exemple sur le réseau hydrographique comme c'est le cas pour les pénéplaines Mahafaly et Antandroy et le plateau de l'Horombe. Pour la plaine de Lavanono le milieu est relativement homogène et, en fonction des conditions pluviométriques, évolue dans son ensemble de la mésotrophie à la xérotrophie et réciproquement. De ce fait, les déplacements intra-stationnels sont certainement peu orientés (figure 14). Par ailleurs les déplacements inter-stationnels correspondent à des mouvements d'une station vers une autre en réponse à de sévères modifications des conditions du milieu. Ils conduisent à des remaniements de populations, non plus à l'échelle du biotope mais de toute une région, voire de l'ensemble du Sud-Ouest de l'Ile. Il nous appartiendra ultérieurement de préciser le déterminisme et les modalités de ces déplacements. Signalons dès à présent qu'ils correspondent à un flux d'insectes orienté en fonction de la position géographique de l'optimum écologique de l'espèce (LAUNOIS H, 1974).

La mise au point d'une méthodologie originale va nous permettre de distinguer les deux types fondamentaux de déplacements et d'en réaliser une étude rationnelle. A l'exposé de la méthodologie fera suite l'analyse, aussi exhaustive que possible, des différents mouvements de populations solitaires enregistrés sur la plaine de Lavanono au cours de la période étudiée. Nous dégagerons les principales caractéristiques des populations solitaires en déplacement inter-stationnel. Nous discuterons finalement des avantages comparés des différentes techniques utilisées : dénombrements de populations et marquages-recaptures.

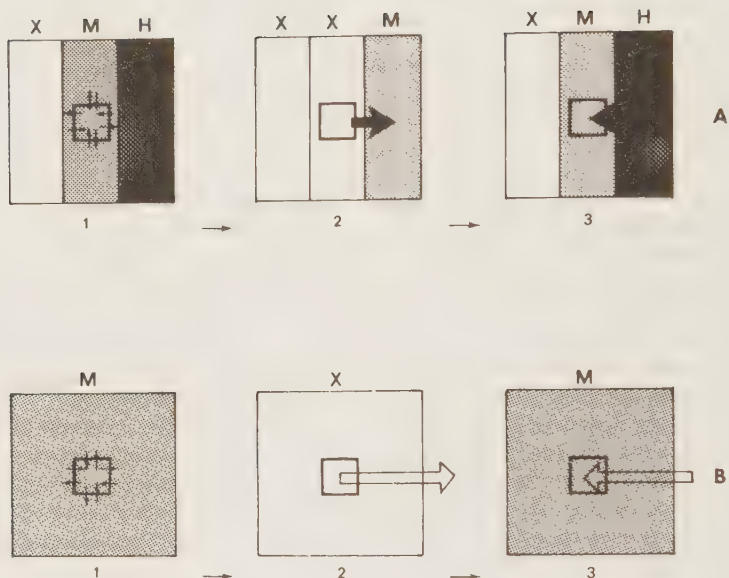


Figure 14. Caractères spécifiques des déplacements intra et inter-stationnels sur un biotope à fort gradient d'humidité (A) et sur un biotope à faible gradient d'humidité (B).

- X milieu hygro-xérotrophe
- M milieu hygro-mésotrophe
- H milieu hygrotrophe
- périmètre de la station d'étude
- ➡ déplacements intra-stationnels orientés et non orientés (↔)
- ➡ déplacements inter-stationnels
- 1 2 3 évolution du biotope en fonction de l'humidité

A — METHODOLOGIE

I — HISTORIQUE

La mise en évidence des mouvements de populations solitaires était basée jusqu'à présent sur les trois méthodes suivantes (WINTREBERT, 1969) :

- captures de nuit aux lumières,
- expériences de marquage,
- dénombrements de population.

Les individus solitaires étant supposés voler de nuit, les captures au piège lumineux ont été utilisées par divers auteurs dans les études de déplacements (DAVEY, 1953, 1955 ; WINTREBERT, 1969). Ces captures tendent à accréditer l'hypothèse de mouvements nocturnes mais elles ne prouvent nullement que des vols d'individus solitaires ont lieu sur de longues distances. On ne peut guère en tirer qu'un indice de l'activité nocturne des adultes. Comme le fait remarquer ALBRECHT (1967) on ne sait même pas si les insectes capturés dans de telles conditions n'ont pas décollé à quelques dizaines de mètres seulement du piège lumineux. Par ailleurs aucune information précise n'est disponible concernant l'efficacité de tels pièges, la réactivité du criquet migrateur aux différentes longueurs d'onde et l'incidence exacte du piège sur l'origine des mouvements nocturnes. En l'état actuel il nous a semblé préférable d'abandonner une telle méthode offrant si peu de possibilités d'interprétation.

Les expériences de marquages ont par contre été utilisées avec un certain succès (DAVEY, 1956 ; TETEFORT, 1966b ; TETEFORT et al., 1966) en fournissant d'intéressantes indications sur :

- les capacités de l'insecte d'effectuer des vols de longue distance ;
- la longévité des adultes ;
- les directions possibles des déplacements.

A Madagascar un adulte a ainsi été recapturé à 320 km de son lieu de marquage au bout de quatre mois ; un mâle a été recapturé après plus de 10 mois. Cependant ces expériences nécessitent des moyens matériels importants. Ainsi TETEFORT (l.c.) marque-t-il plus d'un million d'insectes au cours de 2 campagnes de marquages du 1/1/59 au 1/4/61 et du 28/1/66 au 30/7/66. Or le pourcentage de recaptures est infime : 19 imagos recapturés sur 259.694 marqués au cours de la campagne 1966, soit 0,007 %, ce qui empêche de considérer ces résultats autrement que comme des cas particuliers si intéressants soient-ils.

Enfin et surtout, l'une des principales critiques que l'on peut adresser à ce genre d'expérience provient de la nécessité même de marquer un grand nombre d'insectes. On est alors obligé d'opérer sur des populations dont le caractère solitaire peut être douteux. Ainsi TETEFORT marque-t-il en fait des populations comportant un assez fort pourcentage d'individus présentant des caractères *transiens congregans*, parfois jusqu'à 75 % de la population. Dans ces conditions les résultats doivent être considérés prudemment. On sait en effet que les deux phases sont loin de présenter les mêmes caractéristiques en ce qui concerne leur aptitude au vol et leur réactivité vis à vis du milieu (MICHEL, 1972 ; LAUNOIS, 1974a, etc...).

Enfin la dernière méthode classique de dépistage des mouvements de population est constituée par les études de dénombrements. Celles-ci permettent de déceler des variations brusques de la densité imaginale qui peuvent être raccordées à des déplacements si elles s'accompagnent d'une discordance entre les densités de larves et de jeunes imagos à téguments mous d'une part, la densité globale de la population d'autre part. Nous verrons que cette méthode est susceptible de donner de bons résultats à condition d'être conduite systématiquement, avec rigueur et selon un plan d'échantillonnage correct permettant de distinguer les mouvements locaux des déplacements à caractère régionaux (ou inter-stationnels).

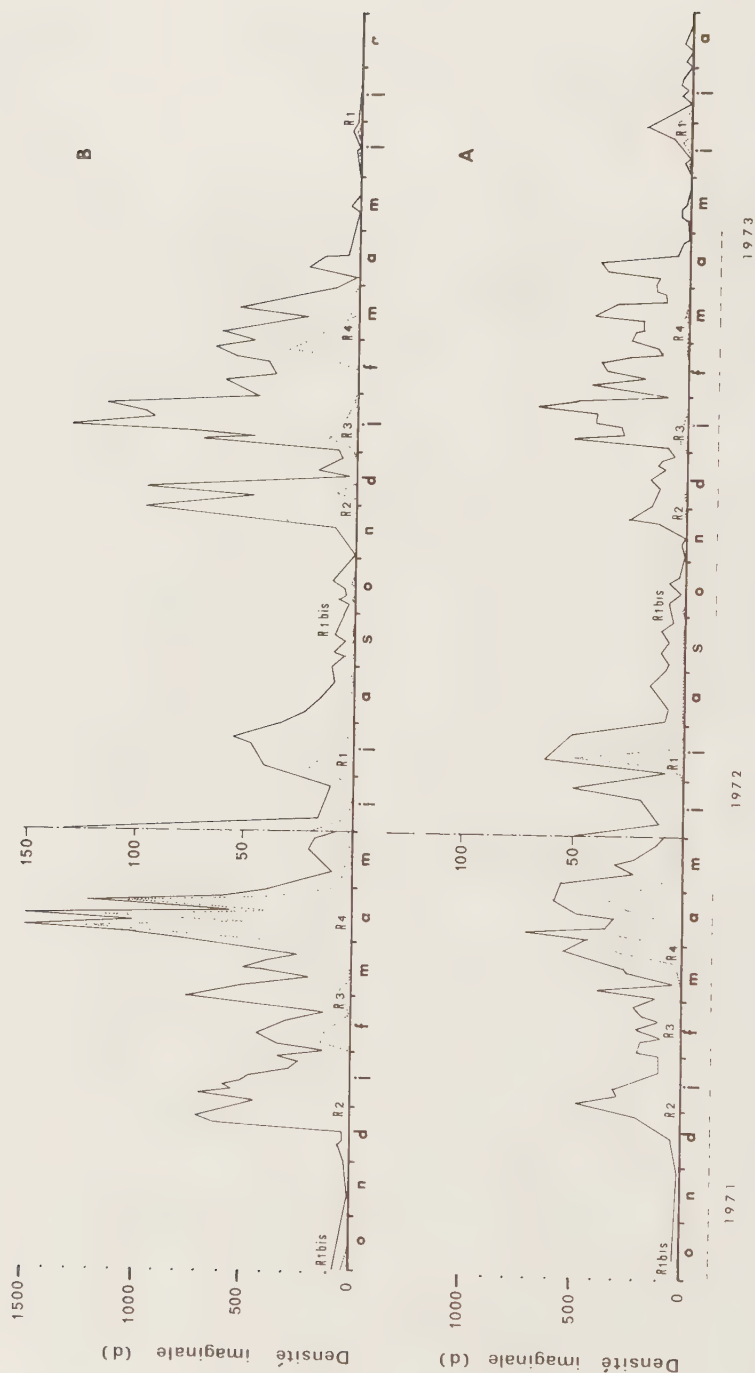


Figure 15. Schéma général des fluctuations de la densité imaginaire à l'hectare sur les stations d'étude.

d densité d'adultes à l'hectare (——— Total ; jeunes à téguments mous)
 B Betindria
 A Ananademby
 ---- saison chaude

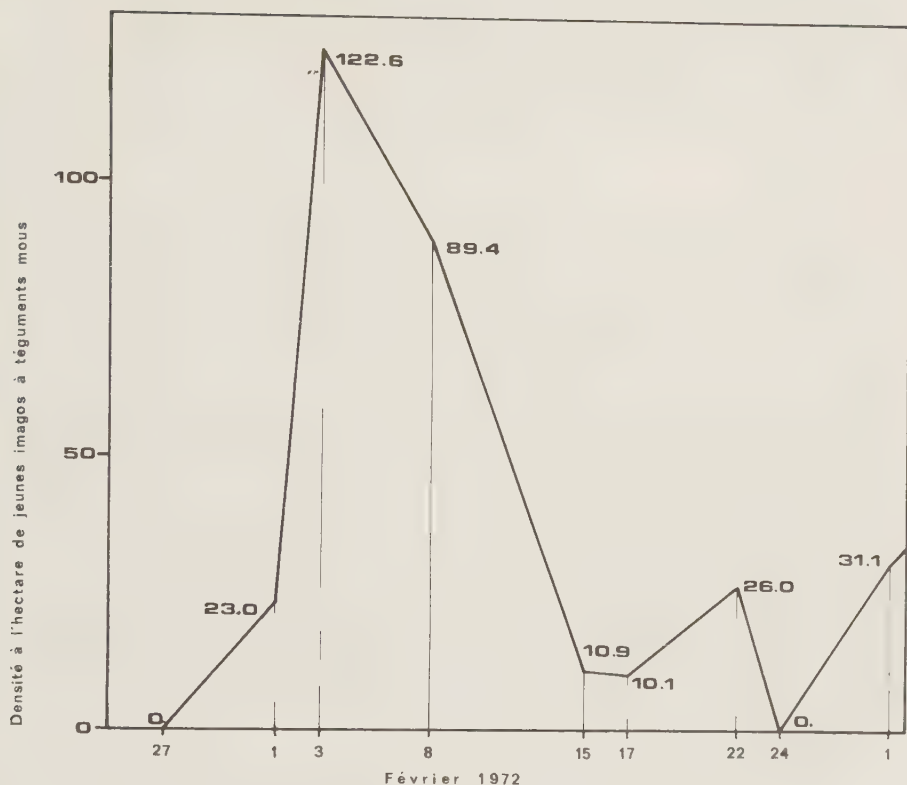


Figure 16. Nombre d'imagos émergeant entre deux dates de prélèvements successives – Exemple de calcul.

1. Calcul de la surface sous la courbe entre le 27 janvier et le 1er mars :

$$S_{27/1 - 1/3} = 1314,7$$

2. Calcul du nombre total d'émergences entre le 27/1 et le 1/3 (ou plus précisément du nombre d'imagos atteignant la moitié du stade « jeune mou », soit 2 jours puisque D, le temps de durcissement des téguments, est de 4 jours à cette époque de l'année) :

$$E_{27/1 - 1/3} = 1314,7 / 4 = 328,7$$

3. Calcul du nombre d'émergences entre chaque date de prélèvement ; par exemple entre le 3 et le 8 février :

$$E_{3/2 - 8/2} = \frac{328,7 \cdot 89,4}{313,1} = 93,9 \text{ imagos mous par hectare}$$

qui émergent entre le 3 et le 8 février (313,1 représente la somme des densités de jeunes mous du 27 janvier au 1er mars, soit :

$$\sum dM = 23,0 + 122,6 + \dots$$

et 89,4 la densité de jeunes mous le 8 février).

Dans le cadre de notre étude sur les déplacements des populations solitaires nous avons repris les deux dernières méthodes exposées ci-dessus, à savoir les dénombrements de population (complétés par l'établissement de bilans et l'étude systématique des structures d'âge) et l'utilisation des marquages-recaptures, mais sur un plan strictement local pour des études précises de dynamique sur l'une des deux stations.

II — LES DENOMBREMENTS DE POPULATION

1. Principe

L'analyse des populations de larves et d'adultes du criquet migrateur montre que de nombreuses variations de la densité imaginale ne peuvent être expliquées par une évolution autochtone.

D'octobre 1971 à août 1973 neuf reproductions sont suivies. Les populations restent constamment à l'état solitaire. De brusques augmentations de la densité surviennent en l'absence totale d'imagos à téguments mous et sans qu'aucune population larvaire ne soit notée dans les jours précédents (figure 15). Réciproquement d'importantes baisses de densité sont enregistrées en l'espace de quelques jours sans que l'on puisse faire appel à une mortalité. Dans le premier cas des apports de populations allochtones sont indéniables bien que rien ne permette encore à ce niveau de distinguer s'il s'agit d'un mouvement local ou d'un phénomène régional. Dans le second cas des départs semblent probables. Il est possible d'établir sur cette base une première classification des principaux mouvements de populations. Cependant, afin de passer de ces constations purement qualitatives à une étude plus précise, la nécessité d'établir des bilans de population est rapidement apparue en particulier lorsque apports et émergences se superposent. **Il s'agit d'étudier quantitativement les discordances entre les densités d'émergences et la densité globale de la population afin d'en déduire, d'une manière chiffrée en densité par hectare, les apports et les pertes d'imagos.**

2. Calcul des bilans

A chaque date de prospection i la densité globale et la structure d'âge de la population étant connues, les densités par classes d'âges peuvent être calculées et en particulier les densités de jeunes imagos à téguments mous. Le temps de durcissement des téguments ayant été calculé par ailleurs (cf. chapitre 6), le nombre d'émergences par intervalle de temps $[i, i+1]$ entre deux prospections successives, soit $E_{i, i+1}$, est alors calculé sur la base d'une méthode dérivée de celle de SOUTHWOOD et JEPSON (1962).

Les émergences sont d'abord calculées sur des intervalles de temps $[a,b]$ sur lesquels on peut estimer que la mortalité est constante. Des intervalles d'un mois ont généralement été choisis. La surface sous la courbe donnant l'évolution de la densité par hectare de jeunes à téguments mous est alors calculée pour chaque intervalle $[a,b]$, soit $S_{a,b}$, et les valeurs obtenues divisées par le temps moyen D de durcissement des téguments au cours de chaque intervalle (figure 16).

$$E_{a,b} = S_{a,b}/D$$

On obtient ainsi une estimation du nombre d'individus $E_{a,b}$ émergeant sur la station au cours de l'intervalle de temps en question et atteignant la moitié de la durée du stade «jeune mou». La valeur ainsi trouvée est sous-estimée dans la mesure où tous les individus n'arrivent pas à cet âge. Cette sous-estimation demeure cependant peu importante si l'on admet que la mortalité a lieu essentiellement au cours de la deuxième moitié du stade. Cette valeur est alors répartie par intervalle de temps $[i, i+1]$ au prorata de la densité des jeunes imagos à téguments mous à la fin de chaque intervalle, dm_{i+1} . Soit :

$$E_{i,i+1} = \frac{E_{a,b} \cdot dM_{i+1}}{\sum_a dM}$$

où $E_{i,i+1}$ constitue la meilleure estimation possible du nombre d'émergences par hectare entre les dates i et $i+1$, compte tenu des restrictions apportées précédemment.

Pour chaque intervalle $[i,i+1]$ la comparaison de $E_{i,i+1}$ avec la valeur de la variation de la densité globale de la population, soit $\Delta d_{i,i+1}$, permet de calculer les gains et les pertes de population, A , selon la formule :

$$\Delta d = A + E - M_t$$

où M_t représente la mortalité. En fait, devant la difficulté de distinguer quantitativement mortalité et départs de population, nous simplifierons la formule en :

$$\Delta d = A + E$$

tout en sachant que les valeurs négatives de A regrouperont à la fois mortalité et pertes et que les valeurs positives seront sous-estimées. Ce phénomène constitue un moindre mal dans la mesure où il permet une sélection des principaux apports de populations allochtones.

Il est maintenant possible de classer les intervalles $[i,i+1]$ en trois catégories selon que A est positif, négatif ou nul.

1 — A est positif : les émergences (s'il y en a) n'expliquent que partiellement l'augmentation de la densité imaginale globale. Cette augmentation est donc due à un apport d'imagos en provenance d'une zone extérieure à la station. La valeur trouvée pour A correspond à une sous-estimation du nombre d'imagos allochtones arrivant sur la station puisque la mortalité sur $[i,i+1]$ n'est pas connue de manière chiffrée. Cet effet est partiellement compensé dans la mesure où E peut également être sous-estimé ce qui entraîne une sur-estimation de A .

De tels intervalles pour lesquels A est positif seront appelés périodes d'apports.

2 — A est nul : deux explications sont possibles :

- la densité globale est constante, la population est stable et la mortalité doit alors être nulle ou compensée par des apports ou des émergences ;
- la densité globale est en hausse : l'augmentation de densité s'explique alors uniquement par des émergences.

3 — A est négatif : malgré d'éventuelles émergences la densité est en baisse. Cette baisse peut être due soit à des départs, soit à la mortalité, soit à une combinaison des deux. La distinction entre émigration et mortalité demeure délicate, cependant les cas de mortalité catastrophique sont assez aisés à connaître.

De tels intervalles où A est négatif seront appelés périodes de pertes (ou de départs sous certaines conditions).

De tels bilans ont été calculés globalement et également séparément pour les mâles et les femelles. Nous verrons en effet que les animaux des deux sexes ne présentent pas la même réactivité aux modifications du milieu et qu'ils peuvent se déplacer indépendamment l'un de l'autre.

L'étude des bilans va ainsi nous permettre de relever systématiquement toutes les périodes probables d'apports et de pertes de populations. Cependant la signification des différentes valeurs obtenues par le calcul des bilans reste imprécise. Il demeure parfois difficile de déterminer ce qui correspond à de véritables déplacements de ce qui est redevable des incertitudes dues aux méthodes de calcul ou aux variations aléatoires

de l'échantillonnage. On peut alors se fixer un seuil de confiance, relativement au niveau de la population en place, et considérer que si la valeur de A correspond à une augmentation ou à une diminution de la moitié ou plus de la population, cette valeur a de fortes chances d'être significative, c'est à dire de correspondre effectivement à des apports ou à des pertes. On doit alors avoir :

$$- \text{ si } A > 0 \quad A \geq \frac{d_i}{2} \quad - \text{ si } A < 0 \quad |A| \geq \frac{d_i}{3}$$

Pour chaque intervalle $[i, i+n]$ correspondant à des valeurs de A régulièrement positives ou négatives (c'est à dire à des densités régulièrement croissantes ou décroissantes), la valeur globale de A sur cet intervalle est comparée à la valeur de la densité imaginaire d_i au début de l'intervalle considéré. Ce procédé permet en quelque sorte de «filtrer» les valeurs de A, de ne garder que les plus fortes (en valeur relative) devant correspondre sans équivoque à des mouvements de populations, et d'éliminer toutes les valeurs trop faibles pouvant résulter aussi bien d'apports ou de pertes que des imprécisions de la méthode.

L'expérimentateur ne peut cependant fixer un tel seuil qu'en se fiant à son jugement et à son expérience. Il s'agit donc là d'une mesure relativement arbitraire. Par ailleurs la méthode des bilans ne fournit que la résultante des phénomènes entre deux dates d'échantillonnage et même des valeurs faibles ou nulles de A peuvent correspondre à des remaniements de population. En effet, entre i et $i+1$, des apports et des départs de populations peuvent se succéder ; ceci semble pouvoir être le cas lorsque les conditions écologiques locales sont particulièrement défavorables et incitent les populations acridiennes à se déplacer fréquemment à la recherche d'un milieu plus propice. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce phénomène. Quoi qu'il en soit, la valeur de A représente dans ce cas la résultante des mouvements de population entre i et $i+1$ et indique, en fonction de la valeur momentanée du biotope, le sens général de l'évolution de la population. Ce phénomène aura une importance d'autant plus réduite que les déplacements de populations seront moins fréquents, c'est à dire les conditions locales meilleures, et l'espacement des prospections plus réduit. Dans la majorité des cas cet intervalle $[i, i+1]$ est compris entre 2 et 5 jours et l'on peut admettre que ce laps de temps ne permet guère à de nombreux mouvements de sens opposés de se succéder. Néanmoins ces quelques remarques nous permettent de mettre en évidence les limites de cette méthode. Deux analyses complémentaires vont alors nous guider dans l'interprétation des bilans, à savoir le caractère plus ou moins simultané des événements sur les deux stations et l'étude qualitative des structures d'âge, en particulier de celles des populations femelles.

3. Etude de la simultanéité

Il nous faut revenir ici sur la localisation précise des deux stations d'étude : Betindria et Ananademby. Celles-ci ont en effet été choisies en fonction, certes, de leur intérêt du point de vue biologique, mais également parce qu'elles délimitent un axe NW - SE, orienté dans le sens de la plaine côtière, et sensiblement perpendiculaire à la direction des vents de NE (brise de terre) venant du plateau Karimbola (figure 17). Or, d'une part du fait de la position de la plaine côtière de Lavanono, des imagos allochtones participant à un déplacement interstationnel ne peuvent venir que d'un secteur NW à SE. D'autre part, l'existence d'une voie privilégiée de déplacement orientée NE-SW et débouchant sur la plaine de Lavanono en face de l'axe Betindria-Ananademby (cf. chapitre 5) limite à un secteur NE assez étroit la direction possible du flux d'imagos allochtones. De ce fait la simultanéité des variations de A sur l'une et l'autre des deux stations augmente très fortement la probabilité pour que cette variation corresponde effectivement à un phénomène réel, perte ou gain de population représentant un déplacement massif à caractère régional (ou dé-

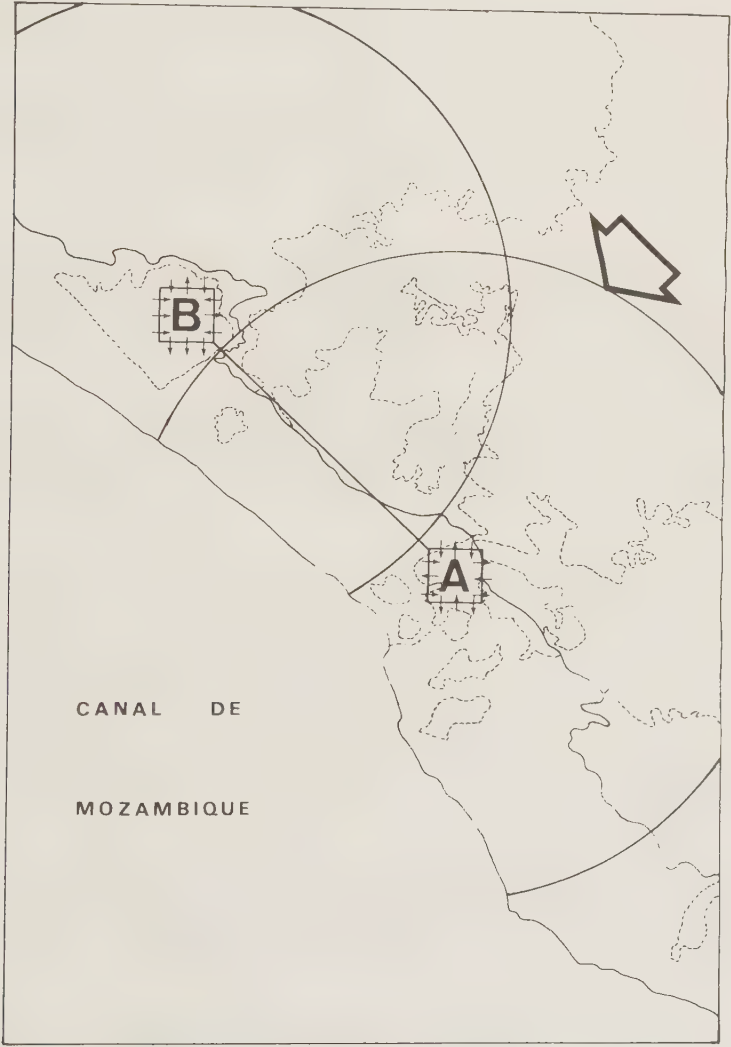
Figure 17. Plan d'échantillonnage adapté aux particularités régionales de la plaine de Lavanono et permettant d'effectuer la distinction entre déplacements intra et inter-stationnels.

A et B zones de prélèvements (Ananademby et Betindria)

→ déplacements intra-stationnels

◁ déplacements inter-stationnels

Les zones de bush sont en grisé, les cultures et pâturages en blanc.



Chaque cercle correspond à l'ampleur maximale des déplacements intra-stationnels notés sur Betindria (B) et Ananademby (A).

placement inter-stationnel), et permet de rejeter les hypothèses d'une incertitude due à la méthode ou d'un déplacement purement intra-stationnel. Il est bien entendu que la notion de simultanéité est ici toute relative puisque les prospections ne sont pas effectuées aux mêmes dates sur les deux stations. Disons que seront considérées comme simultanées deux variations de A de même signe si l'une survenant sur une station au cours de l'intervalle $[a,b]$, l'autre a lieu sur la deuxième station au cours d'un intervalle $[c,d]$ chevauchant le premier d'au moins une journée.

La distinction entre les deux types fondamentaux de déplacements, intra et inter-stationnels, repose entièrement sur ces deux études comparables et simultanées réalisées dans des biotopes voisins. On voit ici apparaître toute l'importance d'un plan d'échantillonnage judicieusement élaboré et tenant compte des particularités régionales.

4. Etude qualitative des structures d'âge

L'étude qualitative des structures d'âge des populations, femelles en particulier, permet de révéler certaines apparitions ou disparitions soudaines de classes d'âge ne pouvant s'expliquer que par des déplacements d'insectes.

Ainsi la figure 18 rend compte de déplacements de populations imaginaires se marquant par des discordances entre l'évolution et la densité globale de femelles et l'évolution des différentes classes d'âge (femelles nullipares molles et à téguments durs, femelles unipares et bipares).

1 — Entre le 15 et le 29 juin une importante augmentation de la densité des femelles, coïncidant avec la rareté des imagos à téguments mous, permet de conclure à un apport d'imagos allochtones. L'étude de la figure 20 b montre que cette population est constituée en quantités sensiblement égales de femelles bipares, unipares et nullipares à téguments durs.

2 — Du 29 juin au 5 juillet la densité baisse brutalement. L'absence de modifications climatiques, jointe en particulier à nos observations de terrain, permet d'éliminer la mortalité et d'attribuer cette baisse au départ de la population arrivée précédemment sur la station.

3 — A partir du 5 juillet la densité de femelles augmente fortement sous l'influence d'un apport autochtone d'individus de la reproduction de saison fraîche (R1). Cet apport se marque par une augmentation concomitante de la densité de jeunes femelles à téguments mous. Cette hausse de densité ne se maintient pas et fin juillet la densité des femelles n'est plus que de 2 individus par hectare. La mortalité peut également être éliminée. La comparaison des figures 20 a et 20 b montre que la population R1 quitte la station peu après le durcissement de ses téguments. Alors que l'on observe un net maximum d'émergences, la courbe donnant l'évolution de la densité des jeunes femelles nullipares à téguments durs présente un plateau indiquant le départ progressif des jeunes imagos qui atteignent ce stade. Lorsqu'il n'y a plus de larves de cinquième stade pour donner de jeunes femelles, la densité des femelles à téguments durs et la densité globale de femelles chutent brutalement.

Une telle méthode peut permettre de relever des déplacements de populations femelles (probablement accompagnées d'une certaine proportion de mâles) même lorsque la densité globale de la population est apparemment stable.

5. Le problème de la mortalité

Les méthodes exposées ci-dessus, dérivées des dénombrements de populations, permettent, par la concordance de leurs résultats, d'aboutir à des certitudes en ce qui concerne les apports de populations. Le problème des départs est plus délicat à résoudre. Nous avons vu en effet qu'il n'est pas possible de distinguer entre mortalité et émigration

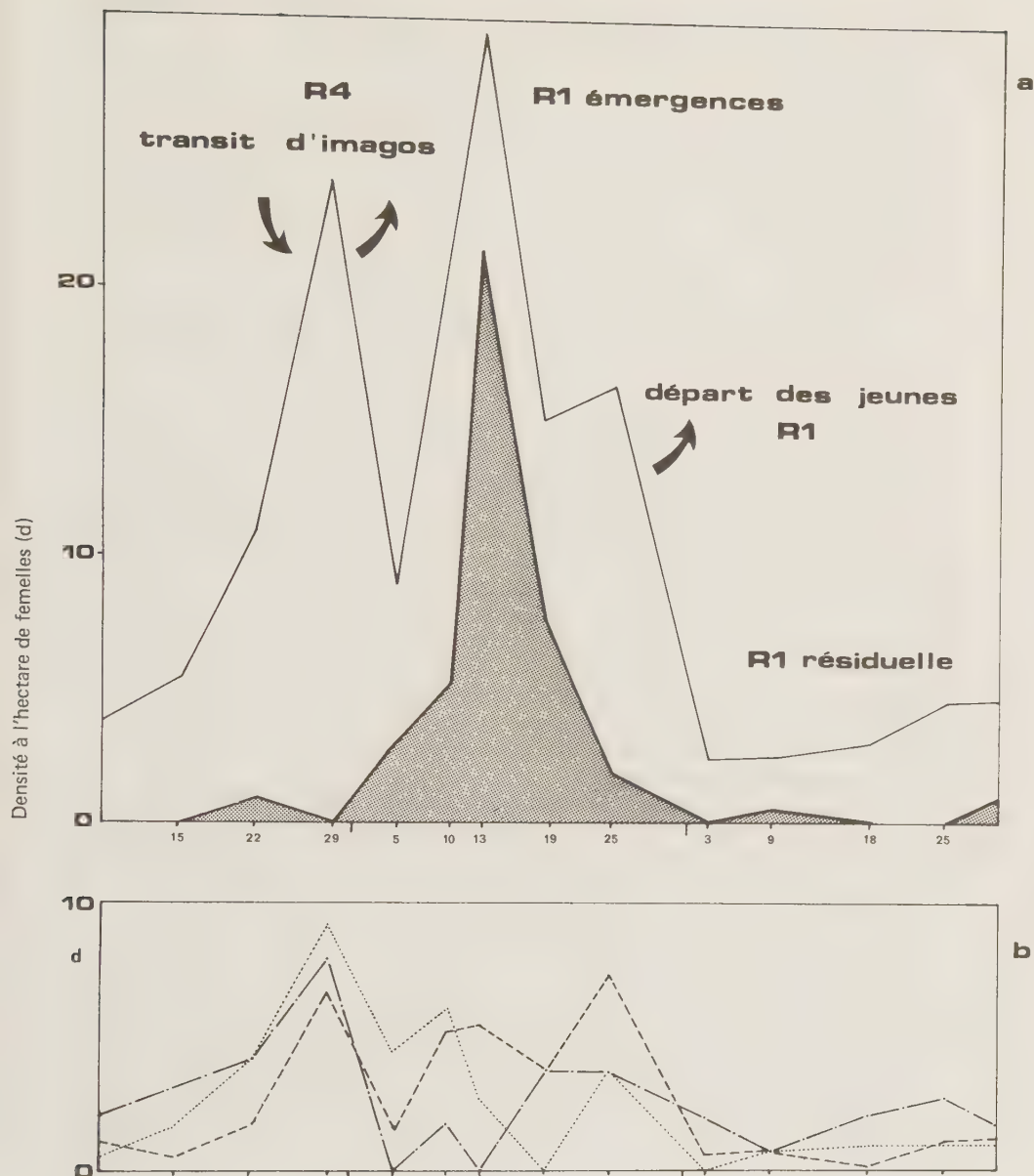


Figure 18. Exemple de déplacements de populations imaginales sur la plaine de Lavanono au cours de la saison fraîche 1972. D'après LECOQ (1974a).

- Figure 18a.**
- d densité à l'hectare de femelles
 - population femelle dans son ensemble
 - femelles à téguments mous
- Figure 18b.**
- - - femelles nullipares à téguments durs
 - . - femelles unipares
 - ... femelles bipares

par l'utilisation de ces méthodes. Plusieurs indices peuvent cependant nous guider pour faire la part des choses, tout au moins sur le plan qualitatif.

Mais tout d'abord l'émigration est-elle une réalité ? Nous verrons que des apports de populations sur la plaine de Lavanono sont prouvés de façon indéniable. Ce fait implique comme corollaire l'existence de départs sur d'autres stations plus ou moins proches. Il est par conséquent probable que ce système de déplacements inter-stationnels ne s'effectuent pas à sens unique mais que, selon la direction des vents et les conditions du milieu, de tels déplacements peuvent également avoir pour origine la plaine de Lavanono où des départs doivent donc être logiquement enregistrés. Ces départs ne peuvent que coïncider avec les baisses de densité. C'est à ce niveau que se pose le problème de la distinction entre mortalité et émigration.

Plusieurs remarques s'imposent. D'une part les variations de la densité imaginale et en particulier les baisses de densité, sont généralement très rapides. Si ces fortes baisses de densité étaient dues uniquement à la mortalité, de nombreux cadavres devraient être retrouvés sur le terrain ce qui n'est pratiquement jamais le cas. Une douzaine d'imagos morts tout au plus a été retrouvée en deux années d'observations. Les fourmis peuvent évidemment participer au «nettoyage» du terrain, mais seulement dans une certaine mesure ; de plus elles sont peu abondantes sur la bordure côtière. D'autre part ces baisses de densité imaginale surviennent fréquemment (et en particulier lorsqu'il s'agit d'une population jeune venant de muer sur la station) à un âge bien précis qu'il est possible d'évaluer en considérant l'évolution par classes d'âges des populations femelles. On constate alors que ces baisses de densité surviennent assez généralement (mais non obligatoirement) peu après le stade de durcissement des téguments, en début de vitellogénèse dès que l'adulte devient apte à voler. Or, ce stade est à priori moins fragile que le stade «téguments mous» antérieur pendant lequel l'insecte est peu mobile, vole difficilement et sur de courtes distances et est donc plus sujet au prédatisme ou à toute autre cause de mortalité. Enfin l'on note le plus souvent l'absence d'événements météorologiques particuliers pouvant expliquer ces baisses de densité par une mortalité catastrophique.

On voit que, qualitativement, baisse plus ou moins brutale de densité, absence de mortalité apparente, conditions climatiques, disparition d'une classe d'âge particulière, constituent autant d'indices permettant, selon les cas, d'attribuer des pourcentages réciproques plus ou moins importants à la mortalité ou à l'émigration.

III — LES METHODES DE MARQUAGES-RECAPTURES

De grands espoirs ont été fondés par de nombreux auteurs sur l'application aux acridiens des méthodes de marquages-recaptures. Nous avons donc tenté de les utiliser au mieux dans le cadre de notre étude sur les déplacements des populations solitaires.

Un bref historique nous permettra d'indiquer les diverses possibilités actuellement offertes par ce genre de méthode à l'acridologie de terrain. Nous exposerons ensuite brièvement les principes des trois modèles mathématiques retenus pour l'exploitation de nos résultats puis d'un point de vue pratique la manière dont ont été conduits les marquages.

1. Principe et historique

Les méthodes de marquages-recaptures sont classiquement utilisées d'une part pour des études sur les déplacements inter-stationnels — les recaptures en dehors de la station de marquage donnant une idée de la direction et de l'amplitude des déplacements — d'autre part pour des études locales de démographie destinées à établir la taille d'une population, ses taux de pertes et de dilution. Nous nous sommes limités à cette deuxième possibilité pour les raisons exposées plus haut.

Le principe de base de toutes les méthodes de marquages-recaptures est le suivant. Un certain nombre d'animaux prélevés dans la population à étudier sont marqués

et relâchés. Un deuxième échantillon est prélevé et la proportion d'animaux marqués est notée. Le nombre total d'animaux marqués et relâchés, divisé par la proportion d'animaux marqués recapturés dans le deuxième échantillon, fournit alors une estimation de la taille globale de la population.

L'origine des méthodes de marquages-recaptures a été discutée par LE CREN (1965). PETERSON semble en priorité avoir posé le principe de telles méthodes dès 1889 et DAHL (1918, 1919) est le premier à les avoir pratiquement utilisées au calcul de l'effectif d'une population de poissons. Cependant, c'est essentiellement à partir des travaux de LINCOLN (1930) que ce genre de méthode va connaître un vaste développement, de nombreux auteurs fournissant des solutions permettant d'approcher de plus en plus près la réalité biologique. Il est en gros possible de classer ces solutions en trois catégories selon le nombre de captures successives, la nature déterministe ou probabiliste des équations permettant l'estimation des paramètres de la population et le mode de regroupement des données.

a. Classification en fonction du nombre de captures successives :

Les premiers modèles développés par PETERSON (1889), DAHL (1918), LINCOLN (1930) permettent uniquement l'interprétation des données obtenues à partir de deux échantillonnages successifs. Avec les travaux de JACKSON (1933), DOWDESWELL, FISHER et FORD (1940), FISHER et FORD (1947) apparaissent les premières méthodes permettant d'estimer les paramètres d'une population en utilisant les données obtenues à partir d'une série de marquages-recaptures successifs. La plupart des modèles proposés par la suite permettent d'analyser les résultats d'un nombre quelconque de prélèvements.

b. Classification selon la nature déterministe ou stochastique du modèle :

Un certain nombre de méthodes sont basées sur des modèles déterministes dans lesquels on considère que le taux de survie entre deux dates de prélèvements successives est une valeur fixe. C'est le cas pour tous les modèles développés par les auteurs cités jusqu'à maintenant. Il en est de même des modèles de BAILEY (1951, 1952) et de LESLIE (1952, 1951 avec CHITTY).

D'autres modèles sont de nature stochastique et tiennent compte de la variabilité aléatoire des paramètres de la population. Par exemple un individu particulier n'a plus un taux de survie fixe au cours d'un intervalle donné mais une probabilité de survie, ce qui exprime naturellement beaucoup mieux la réalité. HAMMERSLEY (1953), DARROCH (1958, 1959), SEBER (1962) et CORMACK (1964) développent des modèles stochastiques impliquant un certain nombre d'hypothèses simplificatrices. Plus récemment SEBER (1965) et JOLLY (1965) élaborent simultanément un modèle stochastique très général, celui de JOLLY tenant même compte des pertes possibles lors des captures. Ces deux derniers modèles peuvent s'appliquer à des populations ouvertes, sujettes à la fois à l'immigration et à l'émigration, et possédant des taux de mortalité et de natalité variables.

c. Classification selon la méthode de groupement des données :

Les données obtenues à partir d'une série de marquages-recaptures successifs peuvent être regroupées selon deux méthodes principales. La première (méthode A) revient à noter le nombre total de captures antérieures parmi les individus de chaque échantillon. Dans la seconde (méthode B) on ne tient compte que de la dernière capture d'un individu, les captures antérieures étant ignorées. Les premiers auteurs (JACKSON, 1939, 1948 ; FISHER et FORD, 1947 ; BAILEY, 1951 ;...) ont regroupé leurs données selon la méthode A. La méthode B a été introduite par LESLIE et CHITTY (1951) qui ont montré que la méthode A conduit à une perte d'information. La plupart des modèles développés ultérieurement et en particulier celui de JOLLY, utilisent cette méthode B.

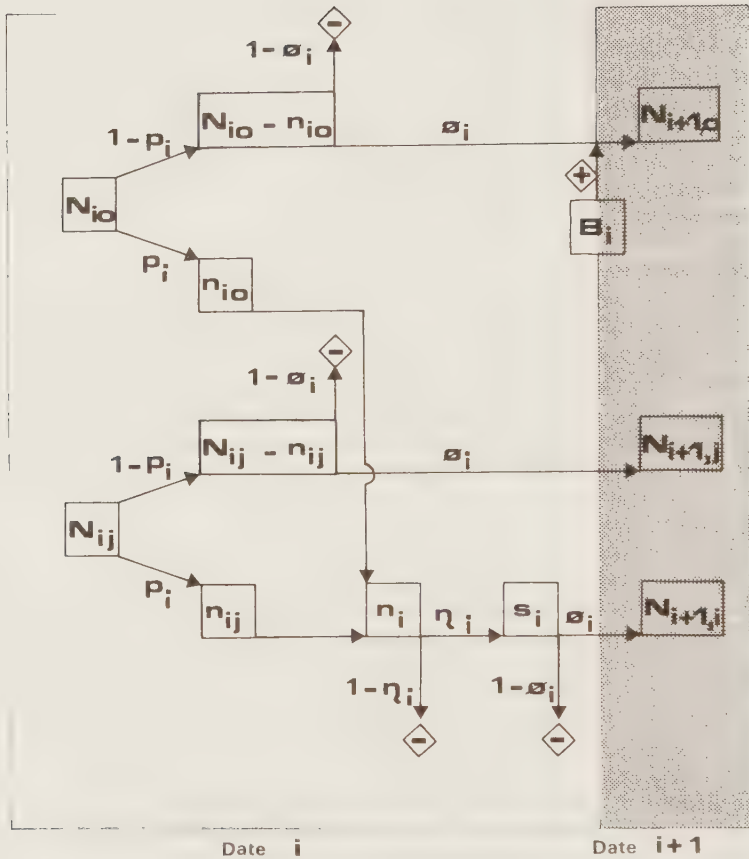


Figure 19. Devenir de la population entre les dates i et $i+1$ au cours d'expériences de marquages-recaptures.

Chaque flèche indique le devenir d'une partie de la population et la probabilité associée à cette possibilité.

p_i : probabilité de capture ; η_i : probabilité d'être relâché (compte tenu des pertes lors des marquages) ; pour les autres notations voir le texte.

Si l'on considère, par exemple, un membre de la population N_{ij} , entre les dates i et $i+1$ trois éventualités sont à envisager :

- l'individu est capturé dans l'échantillon i et devient membre de n_{ij} (probabilité p_i) ; il pourra ensuite devenir membre de la population $N_{i+1,i}$ s'il survit jusqu'à $i+1$ (probabilité ϕ_i) et s'il n'est pas tué accidentellement au cours des marquages (probabilité η_i).
- ne pas être capturé et devenir membre de la population $N_{i+1,j}$.
- ne pas être capturé et disparaître de la station par mortalité ou émigration (probabilité $1-\phi_i$).

Plusieurs de ces méthodes ont été appliquées, au fur et à mesure de leur développement, au cas des populations acridiennes. Ainsi RICHARDS (1953) utilise le modèle de «triple captures» de BAILEY (1951) pour l'étude des populations de *Nomadacris septemfasciata* SERV. RICHARDS et WALOFF (1954) se servent de la méthode négative de JACKSON pour des populations acridiennes de Grande-Bretagne. Récemment CLARK, ASHALL, WALOFF et CHINNICK (1969) appliquent le modèle de JOLLY au cas du criquet australien, *Chortoicetes terminifera* WALK. tout en se limitant à 3 expériences n'excédant pas 4 prélèvements successifs. Enfin LECOQ (1972a) utilise ce même modèle dans le cas de populations d'altitude du criquet migrateur malgache.

Ainsi que le remarque SOUTHWOOD (1968) la méthode de JOLLY (1965) basée sur un modèle entièrement stochastique et une méthode de regroupement des données évitant toute perte d'information (méthode B), apparaît la plus appropriée dans toutes les études où plus de trois prélèvements successifs sont nécessaires et où pertes et dilution ont lieu en même temps. Cette méthode est donc tout indiquée, à priori, pour l'étude des populations acridiennes et c'est elle que nous retiendrons en premier lieu pour l'analyse de nos résultats. Nous verrons cependant que cette méthode n'est pas exempte de défauts et que pratiquement nous devrons l'utiliser en comparaison avec d'autres, dont celle de FISHER et FORD (1947) et celle de LINCOLN (1930) modifiée par BAILEY (1951).

2. Conditions générales d'application

A la base de toutes les méthodes de marquages-recaptures se retrouvent les hypothèses suivantes qui seront examinées en détail ultérieurement :

- 1 — La marque ne peut être perdue et ne doit pas gêner l'animal.
- 2 — La population est échantillonnée au hasard ; les différents groupes d'âges et les deux sexes sont capturés dans leurs proportions naturelles ; tous les individus ont la même chance d'être capturés quelle que soit leur position à l'intérieur du biotope.
- 3 — L'échantillonnage doit être rapide par rapport au laps de temps séparant deux échantillonnages successifs.
- 4 — Le marquage n'accroît pas la mortalité et ne modifie pas le comportement.

3. Méthodes d'analyse utilisées

a. Le modèle de JOLLY (1965)

aa. Notations

On trouvera ci-dessous les notations de JOLLY qui seront utilisées à l'exclusion de toutes autres au cours de la suite de ce travail.

- ℓ Nombre d'échantillonnages. Dans les définitions suivantes le rang de i est généralement $1 \leq i \leq \ell$.
- N_i Nombre total d'individus dans la population au moment de la capture de l'échantillon i .
- n_i Nombre d'individus capturés dans l'échantillon i .
- M_i Nombre total d'individus marqués contenus dans la population à la date i .
- m_i Nombre d'individus marqués contenus dans l'échantillon i .
- s_i Nombre d'individus de l'échantillon i relâchés après marquage.
- ϕ_i Probabilité pour un individu, vivant au moment du lâcher de l'échantillon i ,

de survivre jusqu'à la date de capture de l'échantillon $i+1$ (émigration et mortalité sont confondues). La période de captivité est supposée courte par rapport à l'intervalle de temps séparant deux échantillonnages successifs.

B_i Nombre de nouveaux animaux venant s'ajouter à la population entre les dates i et $i+1$ et encore vivants à la date $i+1$. Par définition $B_0 = N_1$.

N_{ij} Nombre total d'individus marqués contenus dans la population à la date i et capturés pour la dernière fois à la date j ($1 \leq j \leq i-1$)

n_{ij} Nombre d'individus marqués contenus dans l'échantillon i et capturés pour la dernière fois à la date j ($1 \leq j \leq i-1$).

$$\alpha_i = M_i / N_i$$

$$a_{ij} = \sum_{k=1}^j n_{ik} \quad = \text{nombre d'individus contenus dans l'échantillon } i \text{ et capturés pour la dernière fois dans l'échantillon } j \text{ ou antérieurement.}$$

$$Z_i = \sum_{k=i}^{\ell} a_{k,i-1} \quad = \text{nombre d'individus marqués avant la date } i, \text{ non capturés dans l'échantillon } i, \text{ mais recapturés par la suite.}$$

$$R_i = \sum_{k=i+1}^{\ell} n_{ki} \quad = \text{nombre d'individus de l'échantillon } i, \text{ relâchés } (s_i) \text{ et recapturés par la suite.}$$

ab. Conditions d'application

Un certain nombre de restrictions d'emploi viennent s'ajouter aux conditions 1 à 4 énumérées plus haut. Chaque échantillon doit être prélevé au hasard dans la population (n° 2) et les s_i animaux relâchés sont supposés se répartir de telle manière qu'à la date $i+1$ chacun doit avoir la même probabilité de recapture que n'importe quel autre individu de la population (condition n° 5). La probabilité de recapture d'un animal ne doit également pas être affectée par ses recaptures successives antérieures (condition n° 6).

En dehors de ces considérations il n'y a aucune restriction quant à la durée de l'intervalle de temps séparant deux échantillonnages successifs, ni quant à la régularité des échantillonnages.

Il n'est pas nécessaire que l'échantillon prélevé soit petit par rapport à la population totale (cas d'un modèle déterministe). Le présent modèle s'applique aussi bien si l'ensemble de la population est capturé à chaque fois.

Enfin, chaque animal relâché est marqué (s'il ne l'est déjà) de telle manière qu'à chaque instant tout son passé puisse être connu. En pratique la méthode la plus simple est d'utiliser un marquage individuel assignant un numéro d'identification à chaque individu. Les recaptures peuvent alors être enregistrées aux dates voulues sans que l'on ait à marquer de nouveau les individus recapturés. Il suffit de consulter les archives pour connaître le passé de chaque adulte.

ac. Equations pour l'estimation des principaux paramètres de la population

On pourra, pour avoir une idée claire du devenir des différents groupes d'individus marqués et non marqués au cours de la série d'échantillonnages, se reporter à la figure 19. Nous nous contenterons ici de citer les principaux résultats établis par JOLLY pour estimer les paramètres essentiels de la population :

$$\hat{\alpha}_i = \frac{m_i}{n_i} \quad (i = 2, 3, \dots, \ell)$$

$$\hat{M}_i = \frac{s_i \cdot Z_i}{R_i} + m_i \quad (i = 2, 3, \dots, \ell-1)$$

$$\hat{N}_i = \frac{\hat{M}_i}{\hat{\alpha}_i} \quad (i = 2, 3, \dots, \ell-1) \qquad \hat{\phi}_i = \frac{\hat{M}_{i+1}}{\hat{M}_i - m_i + s_i} \quad (i = 1, 2, \dots, \ell-2)$$

$$\hat{B}_i = \hat{N}_{i+1} - \hat{\phi}_i (\hat{N}_i - n_i + s_i) \quad (i = 2, 3, \dots, \ell-2).$$

b. Le modèle de FISHER et FORD (1947)

Issu des travaux de DOWDESWELL, FISHER et FORD (1940) et de FISHER et FORD (1947) ce modèle, comme celui de JOLLY, permet d'estimer la taille d'une population en utilisant les données obtenues à partir d'une série illimitée de marquages-recaptures successifs. Outre les hypothèses 1 à 6 énumérées plus haut il suppose un taux de survie constant sur un intervalle de temps donné. Hypothèse simplificatrice dans le cas des populations acridiennes mais nous verrons que l'utilisation d'un modèle plus élaboré fournit des estimations de ϕ_i généralement ininterprétables. Dans ce modèle l'effectif de la population est calculé selon la formule suivante :

$$\hat{N}_i = \frac{n_i}{m'_i} \cdot \hat{M}_i$$

où m'_i représente le nombre total de recaptures, présentes et passées, dans l'échantillon (méthode A).

On a d'autre part :

$$M_i = \sum_{j=0}^{i-1} s_j \cdot \hat{\phi}_i^{i-j}$$

Le taux de survie ϕ est estimé par la méthode du maximum de vraisemblance de CHAPMAN et ROBSON (1960). Si $\bar{X}$ est la durée de vie moyenne des individus d'un échantillon (intervalle de temps moyen entre la première et la dernière capture), on a :

$$\bar{X}_i = \frac{\hat{\phi}_i}{1 - \hat{\phi}_i} - (\ell+1) \cdot \frac{\hat{\phi}_i^{\ell+1}}{1 - \hat{\phi}_i^{\ell+1}}$$

$\hat{\phi}_i$ est aisément calculé par itération. Si $\bar{X} > \frac{\ell}{2}$ alors $\hat{\phi}_i = 1$.

$\bar{X}$ a été calculé à partir des résultats des recaptures successives selon la formule suivante :

$$\bar{X} = \frac{n_{i+1,i} (i,i+1) + n_{i+2,i} (i,i+2) + \dots + n_{i+k,i} (i,i+k)}{n_{i+1,i} + n_{i+2,i} + \dots + n_{i+k,i}}$$

où $(i,i+k)$ représente l'intervalle, en jours, entre les dates i et $i+k$. Il s'agit évidemment d'une valeur par défaut puisque les individus ne sont pas marqués dès leur apparition sur la station (qu'il s'agisse d'émergence ou d'immigration) et qu'ils doivent survivre un certain temps après leur dernière capture.

La durée moyenne de vie $\bar{X}$ varie essentiellement en fonction du renouvellement de la population et avec l'apparition de chaque reproduction autochtone. Pour le calcul de ϕ nous avons délimité des intervalles de temps correspondant sensiblement au début et à la fin de chaque reproduction, intervalles pour chacun desquels nous avons pris une valeur moyenne de $\bar{X}$.

L'effectif de la population est estimé par la formule suivante :

$$\hat{N}_i = \frac{(n_{i+1} + 1) \cdot s_i}{m_{i+1} + 1}$$

Ce modèle n'est théoriquement applicable qu'à une population fermée (taille fixe, ni natalité, ni mortalité), ou à la rigueur sujette à un seul des deux processus de pertes (mortalité ou émigration) ou de gains (naissances ou immigration). L'estimation obtenue correspond alors à la taille de la population au premier temps dans le cas des pertes ou au second dans le cas des gains.

4. Application pratique au criquet migrateur malgache

a. Technique de marquage

De nombreuses techniques ont été employées pour marquer les acridiens : peinture à l'huile (RICHARDS, 1953 ; RICHARDS et WALOFF, 1954 ; TETEFORT et WINTREBERT, 1963 ; TETEFORT, 1966b), peinture glycérophthalique (RICHARDS et WALOFF, 1954 ; DAVEY, 1956 ; CLARK, 1962 ; LECOQ, 1972a), peinture fluorescente (PORAS, 1973), marqueurs radioactifs comme le phosphore 32 (ABDEL MALEK et ABDEL WAHAB, 1961). L'application des méthodes d'analyse précédemment exposées nécessite l'emploi d'une technique de marquage individuel. Un tel marquage peut être réalisé par un système d'encoches sur les bords du pronotum (GANGWERE, 1964) ou par apposition de taches de différentes couleurs en diverses positions (RICHARDS et WALOFF, 1954). Cependant la méthode la plus simple consiste à fixer à une aile de l'insecte une étiquette numérotée collée, et portant un numéro inscrit avec une encre indélébile. Ce procédé, d'abord développé chez les Lépidoptères, a également été adopté pour les acridiens (WALOFF, 1963) dont la grande taille autorise une telle méthode de marquage. La difficulté de trouver une substance adhésive adéquate nous a conduit à utiliser une méthode similaire, celle de l'agrafe alaire, mise au point par LAUNOIS (1972a) sur le criquet migrateur malgache. Elle consiste à marquer individuellement les imagos à l'aide d'une étiquette numérotée à la base de la face interne de l'élytre droite ; l'agrafe étant disposée à cheval sur les nervures radiales et médianes. Le numéro est inscrit avec un stylo à bille et ne risque pas de s'effacer.

Toutes nos observations de terrain montrent que la marque ne gêne nullement l'animal qui conserve toutes ses potentialités de vol et de déplacement. La marque est invisible de l'extérieur et l'expérimentateur ne risque pas de capturer préférentiellement des animaux marqués comme cela peut être le cas avec l'usage des marques colorées. La marque est solidement fixée et n'a été perdue que dans de rares cas, en particulier lorsque les individus sont confinés dans les sacs de capture ; encore est-il possible de constater la disparition de la marque et fréquemment de retrouver l'étiquette au fond du sac. L'agrafe risque parfois de dissimuler plus ou moins le numéro et d'induire des erreurs de lecture. Cependant les quelques cas où ceci s'est produit ont pu être corrigés en se référant aux archives de marquage. Ainsi que le remarque WALOFF (1963) l'application d'une étiquette sur l'aile d'un jeune venant de muer peut causer des malformations, aussi nous sommes nous abstenus de marquer les individus ayant moins d'une journée. Par la suite, bien que les téguments restent mous pendant encore plusieurs jours, l'aile est parfaitement constituée et capable de supporter la marque sans dommage.

b. Réalisation pratique des marquages

Les marquages ont été réalisés exclusivement sur la station d'Ananademby. La population imaginale y est échantillonnée et marquée deux fois par semaine, alternativement tous les 2 et 5 jours, à l'intérieur d'un périmètre expérimental de 150 mètres au carré (figure 11). Un échantillon de la population est prélevé selon les techniques précédemment décrites. Les manœuvres, répartis sur l'ensemble de la parcelle expérimentale, capturent au hasard tous les imagos observés qui sont placés au fur et à mesure dans des sacs de toile d'environ 1 litre ; lorsqu'une vingtaine d'imagos y a été accumulée, ce sac est porté au responsable des marquages qui examine la population prélevée en distinguant les imagos marqués antérieurement de ceux capturés pour la première fois et qui se voient attribué un numéro individuel. Tous ces numéros sont notés sur un cahier de référence ainsi que les caractéristiques des individus correspondants. Les imagos capturés sont conservés pendant tout le temps de l'échantillonnage (deux heures au maximum) à l'intérieur d'une grande cage d'élevage de 25 litres où une volumineuse touffe d'herbe contribue à limiter l'agitation et donc les risques de mutilation ou de perte de la marque. Il n'est évidemment pas possible de libérer les individus au fur et à mesure des marquages ce qui fausserait l'échantillonnage devant fournir une valeur du rapport m_i/n_i .

Toute la population capturée est lâchée au centre de la parcelle expérimentale à la fin du temps de prélèvement. La perturbation induite par les manipulations provoque l'envol des imagos ; l'observation visuelle permet d'assurer qu'une bonne dilution au sein de l'ensemble de la population s'effectue dès cet instant. Cependant dans les cas de vents de force 4 ou supérieure un tel système de lâcher risque de provoquer un transport passif des imagos en dehors des limites de la station, à plusieurs centaines de mètres voire à plusieurs kilomètres. On risque alors de provoquer artificiellement une baisse du taux de perte (ϕ) qui n'aurait pas eu lieu si l'on s'était dispensé de faire des marquages, les individus restant camouflés au sol entre les touffes d'herbes. Dans ces conditions les imagos sont lâchés à proximité du sol de façon à éviter au maximum l'influence néfaste du vent et à limiter l'amplitude des envols.

B — ANALYSE DES DEPLACEMENTS

L'application de la méthodologie précédemment définie aux résultats obtenus par échantillonnage régulier des populations sur les deux stations d'étude d'octobre 1971 à août 1973 permet de mettre en évidence et d'analyser les déplacements des populations solitaires du criquet migrateur malgache. L'étude des bilans des populations imaginale fournit un premier élément de classification. Les autres méthodes — analyse des structures d'âge et étude de la simultanéité — permettent de préciser les particularités propres à chaque déplacement pour finalement dégager les caractères généraux des populations migrantes. L'analyse des résultats des marquages-recaptures montre l'inefficacité de cette méthode en regard de celles faisant appel à des dénombrements de populations.

I — ETUDE DES BILANS ET DE LA SIMULTANEITE

Le tableau 3 fournit un bilan global des gains et des pertes d'imagos pour chacune des deux stations. On remarque de suite l'importance des apports de populations qui représentent environ 39 % des gains d'imagos sur Betindria et 48 % sur Ananademby. Les pertes équilibrent bien évidemment les gains mais regroupent à la fois mortalité et émigration. Si l'on étudie les bilans imaginaires par reproduction (tableau 4) on constate que les émergences ne sont en excédent sur les apports que dans 3 cas sur 18. Il s'agit de la R4 72 sur les deux stations et dans une moindre mesure de la R1 72 sur Betindria, seules reproductions à avoir bénéficié apparemment de conditions favorables

Tableau 3. Bilan général des mouvements d'imagos.

Station de BETINDRIA

	d1	E	A	P	d2
Mâles	12	3317	1844	5173	0
Femelles	6	1966	1522	3494	0
Total	18	5283	3366	8667	0

Station d'ANANADEMBY

	d1	E	A	P	d2
Mâles	8	1319	1135	2462	0
Femelles	2	792	833	1627	0
Total	10	2111	1968	4089	0

E émergences en densité à l'hectare

A apports en densité à l'hectare

P pertes en densité à l'hectare

d1 densité imabinale à l'hectare au 25.9.71 (Betindria) ou au 29.11.71 (Ananademby),
dates de début des périodes d'études.

d2 densité imabinale à l'hectare au 23.8.73 (Betindria) ou au 24.8.73 (Ananademby),
dates de fin des périodes d'études.

Tableau 4. Bilans imaginaires par reproduction.

Station de BETINDRIA

	E		A		P	d
	N	%	N	%	N	
R1 bis 71						69
R2 71	16.8	1.3	1.316.2	98.7	976.6	731
R3 72	539.2	34.6	1.018.6	65.4	1.770.7	739
R4 72	4.537.5	90.2	492.9	9.8	5.160.6	1.522
R1 72	54.2	71.1	22.0	28.9	93.7	58
R1 bis 72	5.9	20.6	22.7	79.4	32.4	8
R2 72	6.7	4.1	158.4	95.9	156.8	95
R3 73	29.2	13.0	195.6	87.0	194.5	127
R4 73	64.2	39.0	100.4	61.0	200.8	70
R1 73	3.3	27.3	8.8	72.7	12.9	6

Station d'ANANADEMBY

	E		A		P	d
	N	%	N	%	N	
R1 bis 71						35
R2 71	0	0	460.8	100.0	369.0	450
R3 72	16.7	1.7	990.5	98.3	724.6	214
R4 72	2.026.7	93.9	131.4	6.1	2.530.4	743
R1 72	43.1	36.7	74.2	63.3	128.2	63
R1 bis 72	2.5	8.5	26.8	91.5	29.3	9
R2 72	1.2	3.2	36.2	96.8	34.9	26
R3 73	8.8	5.7	144.7	94.3	136.7	77
R3 73	3.5	4.3	77.3	95.7	101.1	39
R1 73	9.2	26.8	25.1	73.2	34.3	19

- E émergences
A apports
P pertes
N effectif en densité à l'hectare
% pourcentage de E et de A par rapport aux gains d'imagos (E + A)
d densité imaginaire à l'hectare maximale pour chaque reproduction.

au cours de leur développement. Dans tous les autres cas les apports sont en excédent sur les émergences. Cette prépondérance des individus allochtones est particulièrement nette dans le cas des reproductions R2, tant en 1971 qu'en 1972, où les imagos allochtones représentent entre 96 et 100 % de la population. Dans de nombreux autres cas, particulièrement sur Ananademby, le pourcentage d'individus allochtones dépasse 75 %. C'est dire que la plupart du temps l'espèce ne se maintient sur ces stations que grâce à des apports d'individus en provenance de l'extérieur. Le phénomène est particulièrement net pour la saison 1972-73 sur la station d'Ananademby où l'on ne compte pas plus de 23 imagos à téguments mous par hectare pour l'ensemble des reproductions R2, R3, R4 et R1. Même lorsque le développement sur place s'effectue dans des conditions relativement bonnes par rapport à l'optimum thermohydrique de l'espèce, des individus allochtones viennent compléter les populations autochtones. Ainsi sur Betindria en 1972, alors que la R3 autochtone réussit bien et comporte un effectif de 539 jeunes à l'hectare, cette reproduction voit son importance tripler grâce à un apport de plus de 1.000 imagos allochtones arrivés sur la station en plusieurs fois au cours de la période de présence de la R3.

Les hypothèses de TETEFORT mettaient l'accent sur deux points critiques du cycle annuel du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache. D'une part la transition R1/R2 (ou R1 bis/R2 actuellement) devant correspondre au passage rapide d'un niveau de densité faible à un niveau important sous l'influence d'apports de populations et d'autre part la transition R4/R1 amenant la disparition (par émigration) des imagos au moment où le niveau des populations R4 est généralement très élevé. La lecture du tableau 4 (colonne d) montre qu'il est possible de retrouver ces faits, tout au moins pour l'année 1972. Cependant, l'analyse détaillée des bilans journaliers va nous montrer que les phénomènes sont en réalité plus complexes que ce schéma général et que des mouvements de populations se succèdent à toute époque de l'année.

L'étude des bilans journaliers (tableau 5) met en évidence d'une manière claire une succession de périodes de gains (émergences et apports) et de pertes, les deux pouvant se chevaucher du fait des déplacements parfois indépendants des deux sexes. Du 25 septembre 1971 au 24 août 1973 il est ainsi possible de distinguer 46 périodes d'apport d'imagos. Celles-ci sont réparties sur l'ensemble de l'année. On note cependant un minimum au cours des mois d'avril et de mai, aussi bien en 1972 qu'en 1973, bien que pour la première année les fortes densités aient pu masquer des apports peu importants. Le nombre 46 représente donc un seuil minimal d'autant que la méthode des bilans ne fournit qu'une résultante, entre deux dates, de phénomènes pouvant parfois se compenser l'un l'autre ; par ailleurs elle ne permet d'observer avec certitude que les mouvements ayant une importance numérique comparable à celle des populations en place (voir la notion de seuil de signification page 29). D'éventuels apports numériquement inférieurs sont donc susceptibles d'être masqués. On peut cependant estimer que l'on apprécie assez justement les principaux phénomènes affectant la population.

Le principe de simultanéité défini précédemment permet de montrer le synchronisme relatif des périodes d'apports sur les deux stations dans de nombreux cas. Ainsi 34 apports sont à rattacher au type inter-stationnel soit 68 % dont 23 d'une manière certaine et 11 de façon probable (apport bien marqué sur une station et peu sur l'autre). Le chevauchement des périodes d'apports sur les deux stations permet de plus de délimiter des «fenêtres d'arrivées» correspondant à l'intervalle de temps à l'intérieur duquel la probabilité d'un apport inter-stationnel est maximale (figure 20). Douze cas (soit 26 %) sont enregistrés seulement sur l'une ou l'autre station, dont 7 sur Ananademby et 5 sur Betindria. Ils doivent correspondre à des remaniements de populations à petite échelle, soit à l'intérieur de la clairière, soit dans un périmètre de quelques kilomètres autour de chaque station. Au point de vue numérique les apports à caractère stationnel ne représentent que 18 % contre 82 % aux apports inter-stationnels. Ce sont donc ces derniers qui vont jouer un rôle capital dans la dynamique des populations et qu'il conviendra d'étudier plus précisément au niveau du déterminisme. Il est

Tableau 5 (a à d) — Bilans des populations imaginale (détail).

Date	Intervalle entre deux dates de prospection $[i, i + 1]$.
E	Emergences en densité à l'hectare entre i et $i + 1$.
A	Apports d'imagos allochtones en densité à l'hectare entre i et $i + 1$.
P	Pertes d'imagos en densité à l'hectare entre i et $i + 1$.
d	Densité imaginale à l'hectare à $i + 1$.
N°	Classification des périodes d'apports d'imagos (cadres).
R	Nomenclature des reproductions (périodes de présence imaginale).

Les valeurs entre parenthèses sont considérées comme non significatives.

Tableau 5a. Bilan des populations imaginales.

	BETINDRIA					ANANADEMBY					N°	R
	Date	E	A	P	d	Date	E	A	P	d		
1971	25/9-2/10	28.6	22.4		69							R1 bis
	2-8/10	4.2		23.2	50							
	8/10-8/11			47.0	3							
	8/11-2/12		7.0		10							
	2-8/12	0.3	31.8		42	29/11-15/12		35.3		44	1	
	8-11/12		9.0	(2.0)	49							
	11-13/12		12.0		61							
	13-15/12		6.0		67							
	15-17/12			32.0	35							
	17-18/12	0.5	3.7		39							
	18-22/12	0.6	1.7	(0.2)	41							
	22-23/12		50.0		91							
	23-27/12		500.0		591	15-28/12		133.6		178	2	R2
	27-29/12		98.0		689	28/12-5/1		271.9		450		
1972	29/12-3/1			318.0	371							
	3-4/1		360.0		731						3	
	4-7/1		16.0	94.0	653							
	7-11/1		18.0	121.0	550	5-12/1			167.0	283		
	11-13/1		43.0	7.0	586	12-14/1		(16.0)	1.0	298	4	
	13-18/1	15.4		162.4	439	14-21/1			117.0	181		
	18-20/1			138.0	301							
	20-21/1			57.0	244							
	21-25/1		3.0	45.0	202	21-26/1			83.0	98		
	25-27/1		164.0		366	26-28/1		4.0	1.0	101	5	
	27/1-1/2	34.1		285.1	105	28/1-2/2	0.3	6.6	0.9	108		
	1-3/2	128.7	85.3		319	2-4/2	0.9	53.5		214	6	
	3-8/2	93.8	43.5	79.3	377	4-9/2		54.0	29.0	186		
						9-11/2			100.0	86		
	8-15/2	11.4	2.8	105.2	286	11-16/2		80.0		166	7	
	15-17/2	10.6		47.6	249	16-18/2		36.0	4.0	198		
	17-22/2	27.3		116.3	160	18-23/2			127.0	71		
	22-24/12			33.0	127	23-25/2		84.0		155		
						25-29/2	1.2	53.8		210	8	R3
	24/2-1/3	32.6	579.4		739	29/2-2/3			114.0	96		
	1-3/3	29.9	3.7	104.6	668	2-4/3		105.0		201		
	3-7/3			198.0	470	4-7/3	3.3	113.7		318	9	
	7-9/3			278.0	192	7-8/3	2.2	36.8		357		
						8-10/3	0.1		327.9	29		
	9-14/3	10.3	155.7		358	10-15/3	1.8	196.2		227	10	
	14-16/3	36.3	150.2	46.8	493	15-17/3	2.2	31.2	(21.4)	239		
	16-21/3	84.6		175.6	402	17-22/3	9.2	106.8		355	11	
	21-23/3	70.9		126.9	346	22-24/3	13.1	32.9		401		
	23-27/3	71.3		174.3	243	24-28/3	82.8	54.4	66.2	472		
						28-30/3	128.6		50.6	550		
	27/3-4/4	356.4	402.6		1.002	30/3-5/4	119.1		257.1	412	12	R4
	4-6/4	1.022.1		502.1	1.522	5-7/4	286.8	(44.2)		743		
	6-11/4	398.2		912.2	1.008	7-12/4	255.9		515.9	483		
	11-13/4	886.2		399.0	1.495	12-14/4	201.7		303.7	381		
	13-18/4	323.2		1.234.2	584	14-19/4	94.8		195.8	280		

Tableau 5 b. Bilan des populations imaginales.

	BETINDRIA					ANANADEMBY					N°	R
	Date	E	A	P	d	Date	E	A	P	d		
1972	18-20/4	869.5		230.5	1.223	19-21/4	229.2		34.2	475	13	R4
	20-25/4	411.5		991.5	643	21-27/4	341.0		245.0	571		
	25/4-2/5	56.4		778.4	321	27/4-4/5	100.5		125.5	546		
	2-9/5	44.6		251.6	114	4-10/5	57.2		407.2	196		
						10-12/5	57.2	(32.8)		286	14	R1
	9-16/5	20.8	41.2		176	12-16/5	48.9		149.9	185		
	16-24/5	10.9	49.1		236	16-25/5	5.2		108.2	82		
	24-30/5	39.6		73.6	202	25-31/5			30.5	52		
	30/5-6/6	5.5		185.5	22	31/5-8/6			40.6	11	15	R1
	6-13/6			2.0	20	8-15/6		4.2		15		
	13-20/6	11.1		13.1	18	15-22/6	1.6	4.3	(1.7)	19		
	20-28/6	6.4		11.4	13	22-29/6		31.1		50		
	28/6-4/7	23.0	0.6	3.6	33	29/6-5/7	2.0		41.5	11	16	R1
						5-10/7	9.0	23.8		44		
	4-21/7	3.1	9.9		46	10-13/7	25.8		6.5	63		
						13-19/7	1.8	(5.9)	13.6	57		
	21-27/7	3.0	8.6		58	19-25/7			6.7	50	17	R1
	27/7-1/8			25.0	33	25/7-3/8	0.7		41.0	10		
	1-8/8	1.8		16.8	18	3-9/8	0.8	0.2	2.7	8		
	8-16/8	0.4		8.4	10	9-18/8	0.7	2.2	0.4	11		
	16-23/8	1.1		3.1	8	18-25/8		2.5		13	18	R1
	23-29/8	1.0	(2.9)	0.9	11	25-30/8	0.7		5.7	8		
	29-31/8	2.0		2.0	11	30/8-1/9			2.5	6		
	31/8-5/9	0.4		6.4	5	1-6/9			5.9	0		
	5-7/9	0.5		3.0	2.5	6-8/9	0.2	4.0		4.2	19	R1
	7-12/9	1.4	4.5		8.4	8-13/9	0.2	4.0		8.4		
	12-15/9	0.3		6.2	2.5	13-16/9	0.2		5.2	3.4		
	15-16/9		0.8		3.3							
	16-19/9	0.5	2.1		5.9	16-20/9	0.4	2.9		6.7	20	R1
	19-21/9	0.5	2.0		8.4	20-22/9	0.2	2.6	0.3	9.2		
	21-26/9			(2.5)	5.9	22-27/9	0.1		6.8	2.5		
	26-28/9	0.7	(0.8)	(0.7)	6.7	27-29/9	0.2		1.0	1.7		
	28/9-3/10	0.1		3.4	3.4	29/9-4/10	1.0	2.2	0.7	4.2	21	R1
	3-5/10	0.4	(0.7)	(0.3)	4.2	4-6/10		2.2	0.5	5.9		
	5-9/10	0.1		4.3	0	6-11/10			3.4	2.5		
	9-10/10	0.3	6.4		6.7							
	10-12/10	0.4		4.6	2.5	11-13/10			2.5	0	22	R1
	12-16/10	0.2	0.6		3.4	13-18/10		6.7		6.7		
	16-17/10	0.6	2.8		6.7							
	17-19/10	0.4	1.3		8.4	18-20/10		0.5	5.5	1.7		
	19-23/10	0.1		3.5	5.0	20-25/10			1.7	0	23	R2
	23-24/10	0.1	(0.7)	0.8	5.0			1.7				
	24-26/10			1.6	3.4	25-27/10		1.7		1.7		
	26-30/10			2.1	1.3	27/10-3/11			1.7	0		
	30-31/10	0.1		0.6	0.8						24	R2
	31/10-2/11			0.8	0							
	2-6/11	0.1		0.1	0	3-8/11				0		
	6-7/11		0.8		0.8							
	7-9/11	0.1	0.2	0.3	0.8	8-10/11				0	25	R2

Tableau 5 c. Bilan des populations imaginales.

	BETINDRIA					ANANADEMBY					N°	R
	Date	E	A	P	d	Date	E	A	P	d		
1972	9-13/11		0.8		1.6	10-15/11		1.7		1.7	24	R2
	13-14/11	0.1	(0.5)	(0.5)	1.7							
	14-16/11		1.7		3.4	15-17/11			1.7	0	25	
	16-21/11		3.3		6.7	17-22/11		11.8		11.8	25	
	21-23/11		13.5		20.2	22-24/11		14.2		26.0	25	
	23-28/11		44.5		64.7	24-29/11	0.4		8.8	17.6		
	28-30/11		30.8	1.3	94.1	29/11-1/12			2.5	15.1		
	30/11-4/12			37.8	56.3	1-6/12		(0.6)	0.6	15.1		
	4-5/12		0.9	10.2	47.0							
	5-7/12	5.9	44.3		94.9	6-8/12			1.7	13.4	26	
	7-11/12			35.0	59.9	8-13/12	0.8	(1.2)	2.8	12.6		
	11-12/12	0.5	(2.0)	11.2	51.2							
	12-14/12			13.4	37.8	13-15/12		(4.2)		16.8		
	14-18/12			28.2	9.6	15-20/12			8.4	8.4		
	18-19/12			7.1	2.5							
	19-21/12		15.1		17.6	20-22/12		4.2		12.6	27	
	21-26/12			7.5	10.1				4.2	8.4		
	26-28/12			3.4	6.7	27-29/12			4.2	4.2		
1973	28/12-2/1	2.4	(1.0)		10.1	29/12-3/1	1.7	4.2		10.1		
	2-4/1	1.4		0.6	10.9	3-5/1	2.3	0.2		12.6		
	4-8/1	6.3	39.1		56.3	5-10/1	2.5	37.0		52.1	28	
	8-9/1	11.5	3.5	3.3	68.0							
	9-11/1	2.3		23.3	47.0	10-12/1	1.5		28.4	25.2		
	11-16/1	1.2	25.7		73.9	12-17/1		1.7		26.9		
	16-18/1	2.7	50.2		126.8	17-19/1	0.8	12.6		40.3	29	
	18-22/1	0.9	3.3	29.4	101.6	19-24/1		3.4	(4.2)	39.5		
	22-23/1			5.8	95.8							
	23-25/1	0.5	3.9	9.5	90.7	24-26/1		37.8		77.3	30	
	25-29/1		21.8		112.5							
	29-30/1		19.4	14.3	117.6	26-31/1			30.3	47.0		
	30/1-1/2			73.9	43.7	31/1-2/2			35.2	11.8		
	1-5/2		8.4		52.1	2-7/2		31.0		42.8	31	
	5-6/2		4.2	1.7	54.6							
	6-8/2		11.8	4.2	62.2	7-9/2			22.6	20.2		
	8-12/2		0.8	21.0	42.0	9-14/12		13.4		33.6	32	
	12-13/2			5.0	37.0							
	13-16/2		2.5	2.5	37.0	14-16/2		3.4	1.7	35.3		
	16-19/2	2.2	8.2	6.2	41.2	16-21/2			15.1	20.2		
	19-20/2	2.6	6.1	7.9	42.0							
	20-22/2	3.4	10.4	0.4	55.4	21-23/2			10.1	10.1	33	
	22-26/2	5.3	1.5		62.2	23-28/2	0.6	5.4	1.0	15.1		
	26-27/2	1.0		8.4	63.8							
	27/2-1/3	6.4		22.3	47.9	28/2-2/3	0.4	10.0	0.3	25.2		
	1-5/3	7.0	10.3		65.2	2-7/3	0.6		5.6	20.2	34	
	5-6/3	8.3	3.2	7.0	69.7							
	6-8/3	5.9		24.4	51.2	7-9/3			3.4	16.8		R4
	8-12/3	2.3		22.4	31.1							
	12-13/3	0.9		6.0	26.0	9-14/3		4.2	4.2	16.8		
	13-15/3	3.3	25.3		54.6	14-16/3	1.6	21.0		39.5	35	

Tableau 5 d. Bilan des populations imaginales

	BETINDRIA					ANANADEMBY					N°	R
	Date	E	A	P	d	Date	E	A	P	d		
1973	15-19/3	1.5		14.9	41.2	16-21/3			14.3	25.2		
	19-20/3	1.1	(2.4)	7.7	37.0							
	20-22/3	1.6		9.2	29.4	21-23/3			16.8	8.4		
	22-26/3	0.4		9.6	20.2	23-28/3		1.7	1.7	8.4		
	26-27/3	0.4	(2.5)	5.5	17.6							
	27-30/3	1.3	(0.9)	5.5	14.3	28-30/3	0.3	3.9		12.6	36	
	30/3-2/4			5.9	8.4	30/3-4/4		0.8		13.4	36	
	2-3/4		(1.1)	1.1	8.4							
	3-4/4			0.9	7.5							
	4-5/4	0.1		0.9	6.7	4-6/4		0.9	(1.7)	12.6		
	5-6/4	0.2		1.5	5.4							
	6-10/4			5.4	0	6-11/4		21.0		33.6	37	
	10-12/4		21.0		21.0	11-13/4		4.2		37.8		
	12-16/4			6.7	14.3	13-18/4			31.9	5.9		
	16-17/4		(3.1)	4.8	12.6							
	17-19/4			7.6	5.0	18-26/4			4.2	1.7		R4
	18-25/4		(0.1)	0.9	4.2							
	25-27/4			1.7	2.5	26-27/4			1.7	0		
	27/4-9/5			1.7	0.8	27/4-8/5		1.7		1.7		
	9-11/5		0.1	0.1	0.8	8-10/5		2.5		4.2	38	
	11-14/5		2.7		3.5	10-16/5				4.2		
	14-15/5		0.7		4.2							
	15-17/5			3.4	0.8	16-18/5			2.5	1.7		
	17-22/5			0.8	0	18-23/5			1.7	0		
	22-24/5				0	23-25/5				0		
	24/5-1/6				0	25-30/5				0		
						30/5-1/6				0		
	1-5/6				0	1-6/6	0.8	1.7		2.5	39	
	5-7/6		0.8		0.8	6-8/6			2.5	0		
	7-13/6	0.4	0.5		1.7	8-14/6	1.0	1.5		2.5		
	13-14/6		0.6									
	14-19/6	0.8	1.1	0.2	3.4	14-20/6	2.6	1.6		6.7	40	
	19-21/6	0.2		2.8	0.8	20-22/6	1.1		(1.1)	6.7		
	21-28/6	1.8	3.3		5.9	22-29/6	3.6	8.2		18.5	41	
	28/6-3/7	0.1		6.0	0	29/6-4/7			10.1	8.4		
	3-5/7		1.7		1.7	4-6/7		(0.3)	0.3	8.4	42	
	5-10/7			1.7	0	6-11/7			8.4	0		
	10-12/7				0	11-13/7		4.2		4.2	43	
	12-17/7		0.8		0.8	13-18/7	0.1		2.6	1.7		
	17-19/7			0.8	0	18-20/7		1.7		3.4	44	
	19-24/7				0	20-25/7		0.2	0.2	3.4		
	24-26/7				0	25-27/7		0.6	0.6	3.4		
	26-31/7				0	27/7-1/8			3.4	0		
	31/7-2/8		0.8		0.8	1-3/8		3.4		3.4	45	
	2-7/8			0.8	0	3-8/8			3.4	0		
	7-9/8				0	8-10/8		1.7		1.7	46	
	9-14/8				0	10-17/8			1.7	0		
	14-16/8				0							
	16-21/8				0	17-22/8				0		
	21-23/8				0	22-24/8				0		

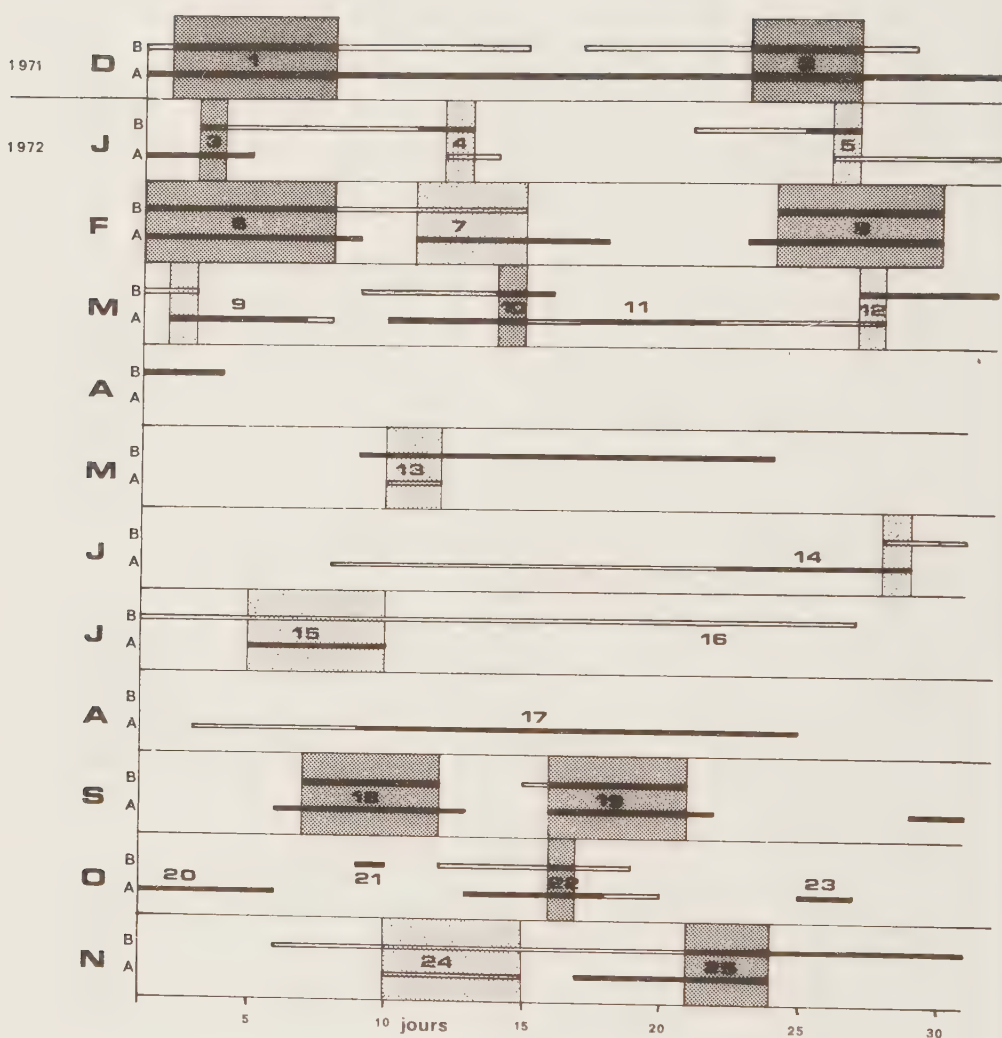


Figure 20a. Périodes d'apports et délimitation des fenêtres à probabilité maximale d'apports ayant un caractère inter-stationnel.

1 à 25 numérotation des périodes d'apports

A apports notés sur Ananademby

B apports notés sur Betindria

Chaque trait ajouré correspond à une période d'apports ; les parties pleines indiquent les densités maximales d'apports à l'intérieur de la période concernée.

Les cadres en trame sombre représentent les périodes d'apports à caractère inter-stationnel (simultanéité sur les deux stations) ; les cadres en trame claire correspondent à des apports probablement inter-stationnels (bien marqués sur une station et peu sur l'autre).

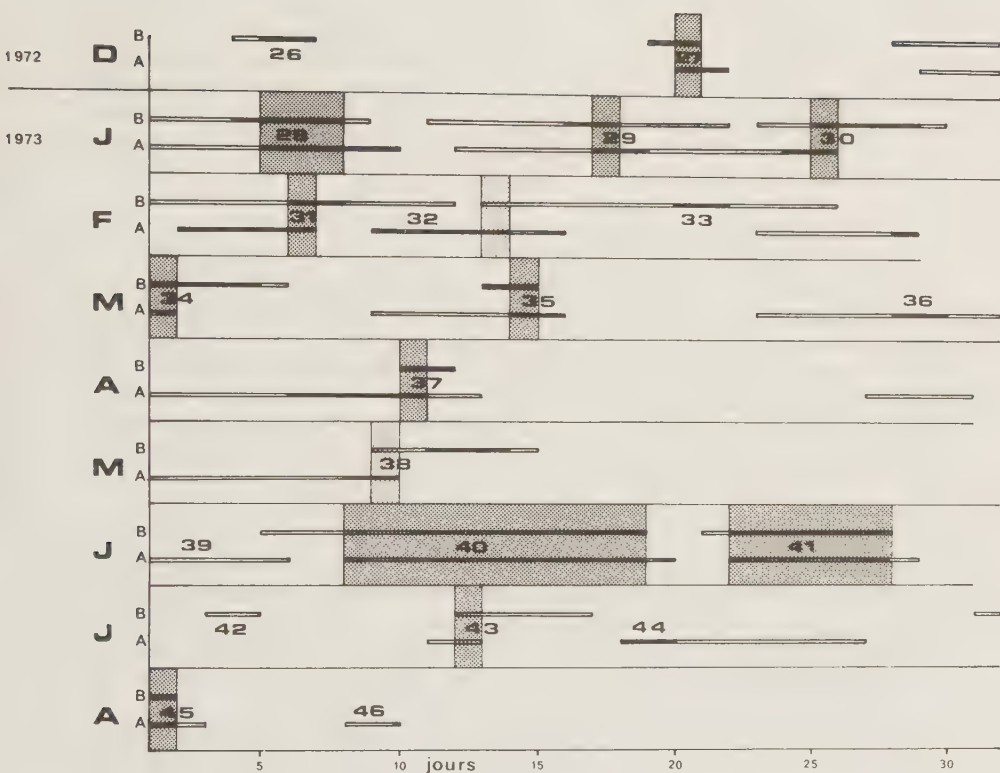


Figure 20b. Périodes d'apports et délimitation des fenêtres à probabilité maximale d'apports ayant un caractère inter-stationnel (suite de la figure 20a).

Légendes : cf. fig. 20a.

26 à 46 numérotation des périodes d'apports.

à noter que le niveau très bas des populations autochtones en 1973 et la parfaite individualisation des reproductions, rendent l'étude des apports plus aisés au cours de cette période. Les déplacements inter-stationnels de caractère douteux y sont moins fréquents et les fenêtres d'arrivées généralement plus étroites, parfois réduites à une seule journée.

L'analyse des bilans s'avère en définitive un moyen indispensable à une étude objective des déplacements de populations solitaires. Elle nous a permis en particulier d'effectuer une première classification des différentes périodes d'apports de populations allochtones. Elle possède cependant un certain nombre de limites et entre autre les pertes de populations n'ont pu être évoquées jusqu'à présent puisque cette méthode ne permet pas la distinction entre émigration et mortalité. Nous allons voir que l'analyse des structures d'âge des populations femelles peut permettre dans certains cas d'opter pour telle ou telle hypothèse. Cette deuxième méthode va de plus nous fournir un moyen de vérification des résultats obtenus jusqu'à présent et d'étude plus précise des différentes périodes d'apports.

II – ANALYSE STRUCTURALE DES POPULATIONS FEMELLES

L'analyse structurale des populations femelles réalisée selon le principe exposé plus haut va confirmer le caractère allochtone des variations de densité mises en évidence par la méthode des bilans. Elle permet également d'affiner les résultats obtenus précédemment en relevant l'ampleur de certains déplacements sous-estimés (ou méconnus) et d'effectuer parfois une distinction qualitative entre mortalité et émigration. Nous analyserons uniquement quelques exemples typiques choisis au cours des première et deuxième reproductions des pluies (R2 et R3) de la saison 1971/72.

1. Analyse de la première reproduction des pluies (R2 71)

L'étude de l'évolution des populations de la R2 en décembre 1971 et janvier 1972 révèle un cas particulièrement intéressant d'apports allochtones à caractère massif venant radicalement bouleverser les populations en place. Au cours de la période de présence imaginaire de cette reproduction, 5 périodes d'apports peuvent être mises en évidence (tableau 5). L'analyse de la figure 21 permet de les retrouver au niveau des populations femelles et de les caractériser par leur structure d'âge.

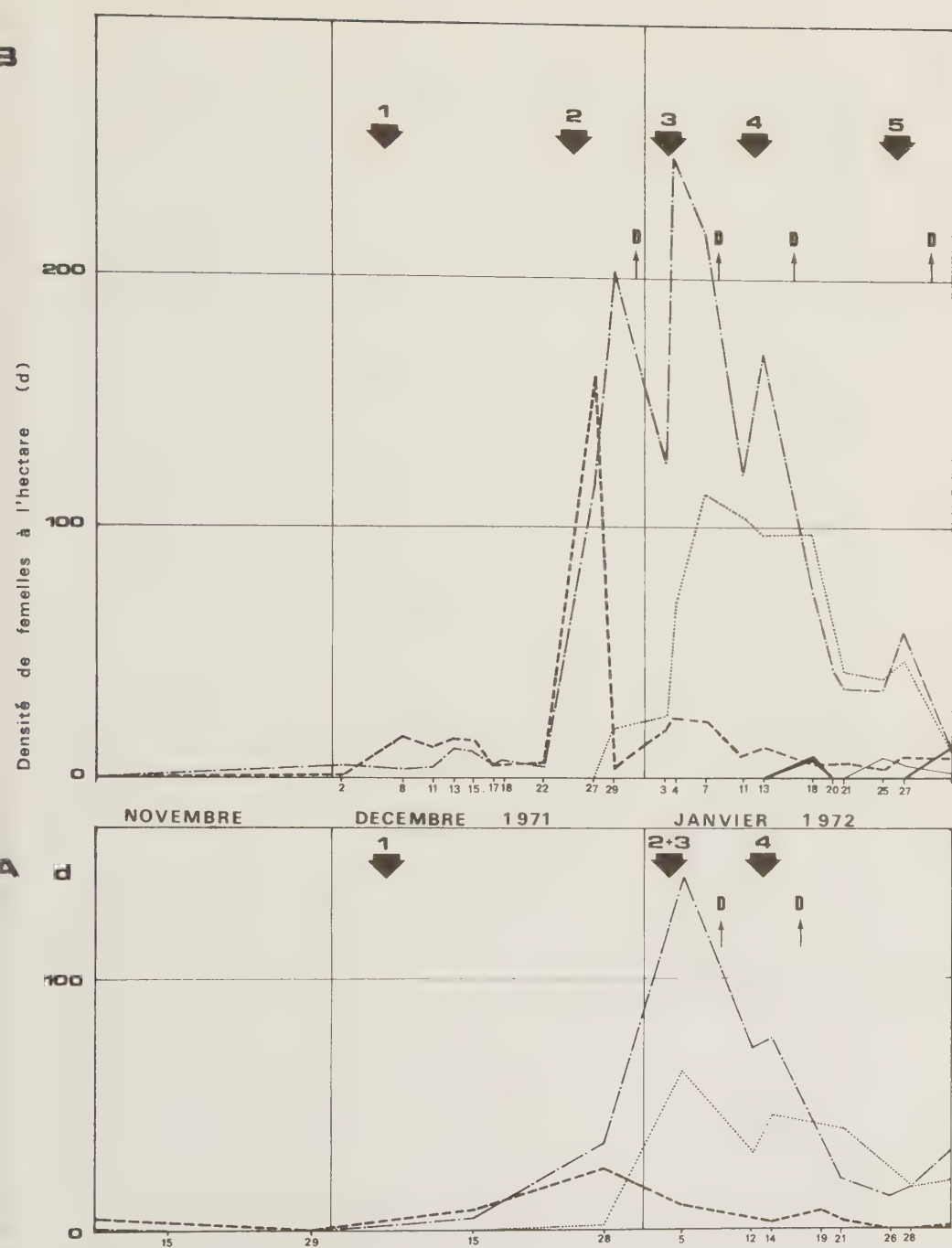
Sur Betindria la première période d'apports (n° 1) se caractérise par une augmentation progressive et peu importante de la densité de femelles nullipares à téguments durs entre le 2 et le 8 décembre. La maturation sexuelle de ces femelles allochtones s'effectue à partir du 13 ; puis entre le 15 et le 17 la densité baisse rapidement de moitié, phénomène à attribuer essentiellement à une émigration sous l'influence de la dessiccation progressive du milieu. Entre le 17 et le 22 la densité est stable. Puis du 22 au 27 on observe une augmentation soudaine, très importante, de la densité de femelles nullipares à téguments durs (NPD) et de femelles unipares (1P). Il s'agit de l'apport n° 2 dont la composition par classes d'âges est la suivante :

— le 27/12 : 58 % NPD, 42 % 1P.

— le 29/12 : 2 % NPD, 89 % 1P, 9 % de femelles bipares.

Il semble en fait que les femelles allochtones arrivent en totalité à l'état nullipare, en fin de vitellogénèse, et qu'elles pondent très rapidement sur la station. La prospection du 27 décembre révèle alors une structure d'âge déjà plus vieille que celle présentée par la population allochtone lors de son arrivée.

A partir du 29 décembre la densité baisse progressivement jusqu'à la fin janvier et passe de 296 à 34 imagos par hectare le 1er février. Cette baisse accompagne la dessiccation de la végétation ; elle est entrecoupée par trois augmentations passagères de la densité causées par les apports n° 3, 4 et 5. Ces derniers se marquent essentiellement par des augmentations de la densité de femelles unipares. L'apport n° 3, entre le 3 et



le 4 janvier, est numériquement important (la densité globale de femelles passe de 169 à 338 par hectare) ; il est constitué de 86,4 % de femelles unipares et de 13,6 % de femelles nullipares. A la même époque on observe les deuxièmes pontes des femelles arrivées précédemment (apport n° 2 principalement). Les femelles allochtones n° 3 disparaissent rapidement de la station entre le 7 et le 11 janvier. Une partie d'entre elles semble cependant pondre localement et peut contribuer au maintien d'une densité élevée de femelles bipares jusqu'au 18 janvier. L'apport n° 4 est tout aussi fugitif ; moins important il est formé de femelles unipares (94,2 %) et de quelques femelles nullipares (5,8 %). Il est suivi d'une baisse de densité brutale et importante entre le 13 et le 20 janvier : il semble que disparaissent à la fois les dernières femelles allochtones (n° 4) restées à l'état unipare (et n'ayant donc pas pondu sur la station) et les femelles des apports précédents devenues bipares à cette époque. Finalement vers la fin du mois de janvier un cinquième apport est observé ; peu important, il est constitué d'une population assez vieille avec 17,7 % de femelles nullipares, 64,1 % de femelles unipares et 18,2 % de femelles bipares.

Sur Ananademby (figure 21A) nous manquons de prospections pour cerner les phénomènes avec autant de précision. Cependant l'évolution générale semble tout à fait identique avec une lente augmentation de la densité à partir du début décembre, s'accroissant entre le 28 décembre et le 5 janvier. Les apports n° 2 et 3 sont ici confondus. La structure de la population paraît plus vieille car les femelles ne sont pas observées dès leur arrivée sur la station. Au cours du mois de janvier la densité baisse également d'une manière importante. L'apport n° 4 est bien observé mais est constitué d'une majorité de femelles bipares. L'apport n° 5 semble inexistant.

Finalement on peut donner de l'évolution des populations R2 en décembre 1971 et janvier 1972 l'interprétation suivante. Sur la série de 5 apports le numéro 2 revêt une importance capitale. En l'espace de quelques jours arrivent sur la plaine de très nombreux adultes. Les femelles sont jeunes et prêtes à pondre. Si l'on regroupe ensemble les apports n° 1 et 2 de même nature, la densité de la population femelle est multipliée par 300 (par rapport au niveau de la R1 bis en novembre 1971). L'importance numérique des apports est ensuite décroissante. De plus, les populations allochtones restent de moins en moins longtemps. Alors que les premières pondent en masse sur les stations, les dernières ne restent que quelques jours et ne pondent pas. Enfin, alors que les apports n° 1 et 2 constituent un renouvellement des populations au point de vue structure d'âge, l'évolution en janvier est cohérente, sans rupture phénologique apparente malgré les apports successifs. On a donc une certaine homogénéité de l'ensemble des populations à cette époque, tant autochtones qu'allochtones. Ces faits militent en faveur de déplacements à caractère inter-stationnel mais sur une échelle restreinte. Il semble qu'en janvier 1972 les apports notés sur la plaine de Lavanono correspondent à un brassage, à l'échelle régionale, de nombreuses populations R2 arrivées sur l'ensemble de l'aire de grégarisation à la fin du mois de décembre et enregistrées sur Betindria et Ananademby sous la forme des apports R2 n° 2. Nous sommes ainsi amenés à effectuer une distinction entre les apports inter-stationnels à caractère inter-régional dont les imagos proviennent d'une autre région que l'aire de grégarisation et les apports à caractère régional correspondant à un brassage de populations au sein de cette aire de grégarisation. Ce qui permet d'effectuer la distinction entre caractère régional et inter-régional des déplacements inter-stationnels c'est la façon dont viennent s'insérer les populations allochtones au sein de l'évolution locale des structures d'âge. Dans la mesure où les différentes populations de l'aire de grégarisation sur la bordure côtière sud subissent des conditions sensiblement identiques, elles ont plus de chance d'être en phase entre elles qu'avec des populations issues de régions plus nordiques. Ainsi les apports n° 1 et 2 ont un caractère inter-stationnel inter-régional bien marqué. L'apport n° 3 et probablement l'apport n° 4, ont un caractère inter-stationnel régional, alors que l'apport n° 5 est vraisemblablement de nature stationnelle. Il y a donc à la fois une réduction progressive de l'ampleur des déplacements avec l'avancement de la sécheresse en janvier et une instabilité de plus

en plus grande des populations qui restent de moins en moins longtemps sur la même station, effectuant probablement des déplacements locaux à la découverte d'un milieu plus favorable.

2. Analyse de la deuxième reproduction des pluies (R3 72)

L'évolution des populations femelles de la R3 en février et mars 1972 révèle 6 périodes d'apports coïncidant avec celles mises en évidence par la méthode des bilans (tableau 5 et figure 22).

Sur Betindria les émergences R3 s'effectuent à partir du 1er février. Un pic très net de jeunes imagos à téguments mous est observé le 3. A partir de cette date il est possible de suivre parfaitement la maturation sexuelle des femelles R3 autochtones. Les femelles nullipares à téguments durs sont majoritaires le 8 février ; le stade unipare est atteint le 15 et les femelles bipares apparaissent essentiellement à partir du 22. Cette évolution cohérente de la population autochtone est accompagnée d'une baisse lente et progressive de la densité jusqu'au 29 février. On doit voir là l'action de la mortalité. Des départs sont peu probables ; la pluviométrie est abondante, bien répartie et le milieu demeure mésotrophe, donc favorable au criquet migrateur. Cette évolution est radicalement différente de celle provoquée par des départs de populations. Ces derniers s'effectuent rapidement et la densité chute de façon brutale (voir en particulier plus loin la chute de densité entre le 7 et le 9 mars 1972).

A cette évolution autochtone viennent se superposer deux apports allochtones bien marqués les 3 et 15 février (apports n° 6 et 7). Le premier est constitué essentiellement de femelles unipares et le second de femelles bipares. Ces apports passent inaperçus si l'on considère uniquement l'évolution générale de la densité imaginale. La méthode des bilans permet de mettre en évidence le n° 6 mais sous-estime le n° 7. Seule l'étude de détail de l'évolution des différentes classes d'âges permet dans ce dernier cas de conclure nettement à un apport et d'en estimer l'importance réelle. Celle-ci est de l'ordre de 34 femelles par hectare, soit en tenant compte de la sex-ratio au 15 février, environ 90 imagos par hectare au lieu des 2,8 estimés par la méthode des bilans (tableau 5). Comme autre conséquence cet apport prend maintenant un caractère interstationnel indubitable.

Ces deux apports n° 6 et 7 sont particulièrement visibles sur Ananademby où les populations allochtones présentent la même structure phénologique que sur Betindria (femelles unipares pour le n° 6 et bipares pour le n° 7) ce qui confirme par la même l'identité des populations allochtones sur les deux stations et le caractère interstationnel de ces apports. Sur cette même station d'Ananademby les apports n° 8 et 9 sont bien individualisés. Le premier se situe entre le 23 et le 29 février et est constitué à la fois de femelles nullipares, unipares et bipares. Le second, entre le 2 et le 8 mars, possède une composition voisine : quelques femelles nullipares et une même densité de femelles unipares et bipares. L'importance numérique de ces apports demeure faible et la densité de femelles n'excède pas 155 par hectare le 8 mars. Sur Betindria par contre ces apports sont beaucoup mieux marqués. Du 24 février au 1er mars la densité de femelles passe de 38 à 272 imagos par hectare. La densité globale de la population atteint 739 par hectare soit un niveau équivalent à celui observé à la suite des premiers apports R2 en décembre 1971. La population allochtone est relativement jeune et constituée de femelles nullipares et unipares. La densité des femelles bipares n'augmente qu'à partir du 3 mars avec les pontes des femelles allochtones n° 8. La densité se maintient à un niveau élevé jusqu'au 7 mars et dissimule l'apport n° 9 ; celui-ci se marque uniquement par une légère augmentation de femelles unipares et le maintien à un même niveau de la densité de femelles bipares. L'importance numérique de cet apport semble donc sous-estimée par la méthode des bilans. Deux phénomènes doivent en réalité se succéder et se confondre partiellement à l'intérieur d'un même intervalle entre prospection. C'est ce qu'indique la nette succession observée sur Ananademby : départ d'une partie des individus allochtones n° 8 et arrivée de la population n° 9.

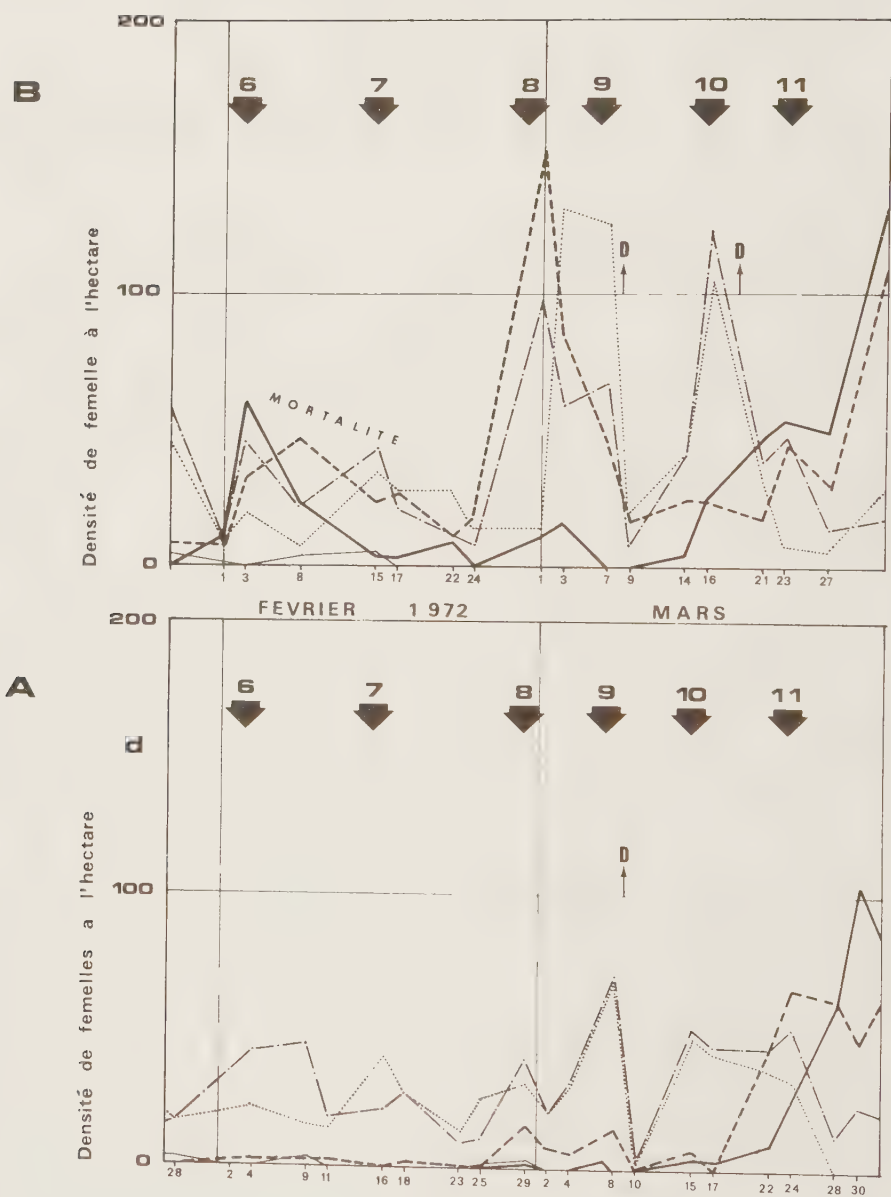


Figure 22. Evolution phénologique des populations femelles de la R3 sur Betindria (B) et Ananademby (A) en 1972.

Légendes : cf. fig. 21.

Par la suite, sur les deux stations, entre le 7 et le 9 mars sur Betindria et entre le 8 et le 10 sur Ananademby (donc probablement simultanément dans la soirée du 8) la densité de la population décroît brutalement et tombe à 37 femelles par hectare sur la première station et à 10 seulement sur la seconde. Cette décroissance soudaine est caractéristique d'une émigration qui concerne l'ensemble de la population et en particulier les femelles unipares et bipares.

L'apport n° 8 marque une rupture dans l'évolution phénologique puisque l'on passe de femelles bipares vers le 22 février à des femelles nullipares à téguments durs vers la fin du mois. De par ses caractéristiques cet apport appartient à la classe des déplacements inter-stationnels inter-régionaux. Par contre l'apport n° 9 (et le phénomène est particulièrement net sur Betindria) se situe en continuité avec le n° 8 au point de vue structure d'âge et il semble raisonnable de lui attribuer un caractère régional. On a ici un phénomène identique à celui observé en R2, c'est à dire des arrivées massives d'imagos allochtones jeunes sur une grande partie de la bordure côtière Sud recouverte de bush, puis sédentarisation de ces individus avec seulement quelques remaniements régionaux.

L'apport R3 suivant, le n° 10, est observé entre le 10 et le 15 mars sur Betindria et entre le 14 et le 16 sur Ananademby. Il est constitué sur ces deux stations de populations présentant rigoureusement la même composition, soit des quantités sensiblement égales de femelles unipares et bipares. Cet apport se situe dans la suite logique des apports n° 8 et 9 et présente un caractère régional. La population allochtone demeure peu de temps sur Betindria et disparaît dès le 21 mars. Par contre elle persiste sur Ananademby ; ce phénomène est à mettre en relation avec l'existence du 10 au 15 mars de petites pluies localisées uniquement sur cette dernière station. Le milieu qui devient xérotrophe sur Betindria se maintient plus longtemps à l'état mésotrophe sur Ananademby. On remarque là à nouveau l'importance de l'humidité du milieu sur le déterminisme des déplacements inter-stationnels du criquet migrateur.

Enfin le dernier apport au cours de cette période de présence des imagos R3, l'apport n° 11, mis en évidence uniquement sur Ananademby par la méthode des bilans, apparaît ici sur les deux stations. Il est parfaitement discernable au niveau de la structure des populations femelles sous la forme d'une augmentation de la densité de femelles nullipares à téguments durs entre le 17 et le 24 mars (quelques jours avant l'apparition des jeunes imagos de la R4). Cet apport est bien marqué sur Ananademby ; il se remarque également sur Betindria par une légère augmentation, entre le 21 et le 23 mars, de la densité des femelles nullipares et unipares (bien qu'une partie des premières provienne d'une évolution autochtone à partir des derniers imagos à téguments mous de la R3).

En résumé, l'étude de la deuxième reproduction de la saison des pluies 1971/72 constitue un exemple typique permettant de mettre en évidence les principales caractéristiques des déplacements du criquet migrateur malgache. On retrouve d'une part les différents types d'apports intra-stationnels et inter-stationnels, régionaux et inter-régionaux. On peut d'autre part effectuer une distinction entre des populations allochtones se sédentarisant sur leur station d'arrivée, c'est à dire se maintenant sur cette station le temps nécessaire pour y déposer au moins une ponte, et des populations en transit, c'est à dire repartant de la station rapidement avant d'avoir pondu. Il est également possible de noter l'influence de la mésotrophie du milieu sur la sédentarisation des populations allochtones ; celle-ci ne s'effectue pas si le milieu est trop sec. On observe enfin parfaitement les deux types fondamentaux de décroissance de la densité imaginale : lente, sous l'influence de la mortalité, ou rapide (en 1 ou 2 jours) sous l'action de l'émigration.

III — INVENTAIRE GENERAL DES DEPLACEMENTS DE POPULATIONS

L'évolution acridienne dans son ensemble a été étudiée selon les procédés précédemment décrits : établissement de bilans, analyse de l'évolution phénologique des

Tableau 6. Résumé des principales caractéristiques des populations allochtones.
Légendes.

N°	Numéros des apports.
Dates	Dates limites de la période d'apports.
St	Station où l'apport est enregistré.
B	Résultats de l'étude des bilans : — 1ère colonne : mise en évidence positive (+), douteuse ($\pm$), négative (—). — 2ème colonne : nature probable du déplacement, inter-stationnelle (I), inter-stationnelle probable (i), intra-stationnelle (S).
F	Résultats de l'analyse structurale des populations femelles (mêmes symboles que pour B).
N	Nature la plus probable du déplacement (par confrontation de B et de F) : inter-stationnelle (I), inter-stationnelle probable (i) ou intra-stationnelle (S).
R	Période de présence imaginale de chaque reproduction.
d	Importance numérique (chiffrée en densité d'imagos allochtones par hectare) de chaque apport (résultats dérivés de l'étude des bilans).
df	Importance numérique des femelles dans chaque apport, en densité de femelles allochtones par hectare (résultats dérivés de l'étude des bilans).
C	Composition phénologique (en pourcentage) de chaque population allochtone femelle : femelles nullipares à téguments durs (N), unipares (1P) et bipares (2P) (résultats dérivés de l'analyse structurale des populations femelles).
S	Comportement des populations allochtones : sédentarisation (+), sédentarisation probable ($\pm$), pas de sédentarisation (—).
RR	Intervalle en jours entre la date d'arrivée de la population allochtone et la date de la dernière pluie de plus de 5 mm.

Tableau 6a. Résumé des principales caractéristiques des populations allochtones.

No	DATES	St	B	F	N	R	d	df	C			S	RR
									N	1P	2P		
1	8/11-15/12	B	+ i	+ i	I		6 6	2 6	100			+	4
	29/11-15/12	A	+ i	+ i	I		3 5	1 1	100			+	4
2	17-29/12	B	+ i	+ i	I		6 5 3	2 8 7	91 9			+	1
	15/12-5/1	A	+ i	+ i	I		2 6 2	1 2 6	91 9			+	1
3	3-4/1	B	+ i	+ i	I	R2	3 6 0	1 6 9	14 86			-	9
	15/12-5/1	A	+ i	+ i	I		1 4 4	7 4	14 86			-	9
4	4-13/1	B	+ i	+ i	I		7 7	5 9	6 94			-	9
	12-14/1	A	+ i	+ i	I		1 6	1 6	20 80			-	15
5	21-27/1	B	+ i	+ S	S		1 6 7		18 64 18			-	12
		A	+ i	- -	-		4	0					
6	1-8/2	B	+ i	+ i	I		1 2 9	6 3	100			-	23
	28/1-9/2	A	+ i	+ i	I		1 1 4	3 1	100			-	41
7	8-15/2	B	+ i	+ i	I		3	3	100			-	3
	11-18/2	A	+ i	+ i	I		1 1 6	2 6	100			-	6
8	24/2-1/3	B	+ i	+ i	I	R3	5 7 9	2 2 3	61 39			+	1
	23/2-29/2	A	+ i	+ i	I		1 1 8	6 8	79 71			+	1
9	1-3/3	B	+ i	+ i	I		4	4	50 50			-	5
	2-8/3	A	+ i	+ i	I		2 5 6	1 0 5	50 50			-	7
10	9-16/3	B	+ i	+ i	I		3 0 6	2 2 3	50 50			-	13
	10-17/3	A	+ i	+ i	I		2 2 7	9 7	50 50			+ i	3
11	21-23/3	B	- -	+ i	i		0	0	100			-	
	17-28/3	A	+ S	+ i	i		1 9 4	7 2	100			-	13
12	27/3-4/4	B	+ i	+ S	S		4 0 3	1 6 4	100			-	31
2a	5-7/4	A	+ i	+ S	S		4 4	4 4	100			-	27
3a	9-24/5	B	+ i	+ S	S	R4	9 0	2 0	100			+ i	4
3	10-12/5	A	+ i	+ S	S		3 3	3 1	100			-	10
4		B	+ i	- -	-		1	0					
	8-29/6	A	+ i	+ S	S		4 0	1 6	28 33 39			-	17
5		B	+ i	- -	-	R1	1 0	0					
	5-10/7	A	+ i	+ S	S		2 4	5	100			+	7
6	21-27/7	B	+ S	+ i	i		9	2	100			-	44
	19-25/7	A	- -	+ i	i		0	0	100			-	42

Tableau 6b. Résumé des principales caractéristiques des populations allochtones (suite).

N°	DATES	St	B	F	N R	d	df	C			S	RR
								N	1P	2P		
17		B	- -	- -	-		0	0				
	3 - 25/8	A	+ S	+ S	S		5	2	100		+	9
18	7 - 12/9	B	+ i	+ i	I		5	3	100		-	5
	6 - 13/9	A	+ i	+ i	I		8	3	100		+	3
19	15 - 21/9	B	+ i	+ S	S		5	2	66 34		-	9
19a	16 - 22/9	A	+ i	+ S	S		6	3	33 44 23		-	12
20		B	- -	- -	-	R1 bis	0	0				
	29/9 - 6/10	A	+ S	+ S	S		4	2	100		-	26
21	9 - 10/10	B	+ S	+ i	i		6	2	100		-	22
	6 - 11/10	A	- -	+ i	i		0	0	100		?	3
22	12 - 19/10	B	+ i	+ S	S		5	2	100		+	3
22a	13 - 20/10	A	+ i	+ S	S		7	1	?		-	5
23		B	- -	- -	-		0	0				
	25 - 27/10	A	+ S	- -	S		2	2	?		?	
24	6 - 14/11	B	+ i	+ S	S		2	1	100		-	27
		A	+ i	- -	-		2	0				
25	14 - 30/11	B	+ i	+ i	I		9 4	3 7	100		+	1
	17 - 24/11	A	+ i	+ i	I	R2	2 6	1 3	100		+	1
26	4 - 7/12	B	+ S	+ i	I		4 5	2 3	30 70		-	14
	6 - 8/12	A	- -	+ i	I		0	0	64 36		-	14
27	19 - 21/12	B	+ i	+ S	S		15	5	32 68		-	28
		A	+ i	- -	-		4	0				
28	28/12 - 9/1	B	+ i	+ i	I		4 4	1 5	100		-	45
	29/12 - 10/1	A	+ i	+ i	I		4 1	1 2	100		-	47
29	11 - 22/1	B	+ i	+ i	I		7 9	6 0	24 76		+	5
	12 - 24/1	A	+ i	+ i	I		1 8	1 3	14 86		+	4
30	23 - 30/1	B	+ i	+ i	I		4 5	2 0	41 59		-	17
	24 - 26/1	A	+ i	+ i	I	R3	3 8	1 4	25 75		-	14
31	1 - 8/2	B	+ i	+ i	I		2 4	1 9	8 92		-	6
	2 - 7/2	A	+ i	+ i	I		3 1	1 0	14 86		-	4
32	8 - 12/2	B	+ i	+ i	I		1	0	65 35		-	8
	9 - 16/2	A	+ i	+ i	I		1 7	8	37 63		-	8

N°	DATES	St	B	F	N	R	d	df	C			S	RR
									N	1P	2P		
33	19-22/2	B	+ S	+ S	S		2 9	9	100			—	20
		A	— —	— —	—		0	0					
33a	22-27/2	B	— —	+ S	S		0	0	100			±	2
33b	23-28/2	A	— —	+ S	S		15	15	100			—	25
34	1-6/3	B	+ I	+ S	S		14	13	100			—	31
		A	+ I	— —	—		0	0					
35	13-15/3	B	+ I	+ I	I		25	10	100			±	2
	9-16/3	A	+ I	+ I	I	R4	25	4	100			±	3
36	27-30/3	B	— —	+ S	S		0	0	100			—	17
36a	28-30/3	A	+ S	+ S	S		7	4	100			?	56
36b	2-3/4	B	— —	+ S	S		0	0	100			±	2
37	10-12/4	B	+ I	+ I	I		21	8	100			±	1
	6-13/4	A	+ I	+ I	I		25	4	100			±	1
38a	9-15/5	B	+ i	+ S	S		4	1	100			?	2
38	27/4-10/5	A	+ i	+ S	S		4	1	100			+	2
39	5-7/6	B	± i	+ S	S		1	0	100			+	?
39a	1-6/6	A	+ i	— —	S		2	0	?			—	?
40	7-19/6	B	± i	— —	S		3	2	?			?	?
40a	8-20/6	A	± i	— —	S		3	1	?			?	?
41	22-29/6	B	+ i	— —	—		3	0					
		A	+ i	+ S	S		8	2	100			—	?
42	3-5/7	B	+ S	+ S	S		2	1	100			—	?
		A	— —	— —	—	R1	0	0					
43	11-13/7	B	± i	— —	—		1	0					
		A	+ i	+ S	S		4	2	100			—	?
44	18-27/7	B	— —	— —	—		0	0					
		A	+ S	+ S	S		3	1	100			—	?
45	31/7-2/8	B	± i	+ i	i		1	0	100			—	?
	1-3/8	A	+ i	+ i	i		3	2	70 30			±	?
46	8-10/8	B	— —	— —	—		0	0					
		A	+ S	— —	S		2	1	?			?	?

populations, étude de la simultanéité des événements biologiques. Un inventaire relativement exhaustif de l'ensemble des mouvements de populations solitaires ayant intéressé la plaine de Lavanono d'octobre 1971 à août 1973 a ainsi pu être dressé. La première classification effectuée par la méthode des bilans a été complétée par l'analyse structurale des populations femelles. Cette dernière a permis de revoir légèrement les caractères intra ou inter-stationnels de certains apports et de préciser l'importance numérique réelle de quelques déplacements sous-estimés par la méthode des bilans ou même passés inaperçus lorsqu'ils se compensaient l'un à l'autre. C'est un total de 57 apports de population — intra et inter-stationnels, répartis sur l'ensemble des deux années étudiées — qui sont maintenant parfaitement délimités dans le temps et classifiés.

Les figures 23 et 24 permettent d'avoir une vue détaillée des événements acridiens ; elles intègrent les évolutions phénologiques larvaire et imaginaire ainsi que les apports et départs de populations solitaires. Sur ces figures le cadre supérieur indique l'évolution de la densité imaginaire à l'hectare, la densité des pluies et les principaux mouvements d'aîlés, apports et départs. Le cadre inférieur permet de suivre l'évolution par classes d'âges du stade larvaire 1 au stade larvaire 5 (pour l'ensemble des deux sexes) puis des jeunes femelles à téguements mous aux vieilles femelles ayant effectué trois pontes ou plus de trois pontes (la méthode d'analyse du fonctionnement ovarien sera détaillée au chapitre 6). Ces figures constituent la synthèse des observations biologiques effectuées de 1971 à 1973 d'une part, des différents procédés d'analyse élaborés pour la mise en évidence des déplacements de populations solitaires d'autre part. Elles illustrent les principaux événements de la dynamique des populations acridiennes sur les stations de Betindria et d'Ananademby, montrant en particulier la très grande mobilité des individus solitaires de *Locusta*. **Elles constituent de plus un exemple, susceptible de vastes applications, du passage de l'état actuel d'une population à la reconstitution de sa dynamique, problème majeur de la dynamique des populations.**

IV — TYPOLOGIE DES POPULATIONS MIGRANTES

Les résultats des analyses dérivées des dénombrements de populations ont permis de dresser un inventaire relativement complet des mouvements d'adultes solitaires ayant intéressé la plaine de Lavanono d'octobre 1971 à août 1973. Il est alors possible de dégager les caractéristiques essentielles des populations migrantes. Nous ferons appel aux critères suivants : fréquence des apports, densité, phénologie, sex-ratio, nombre d'ovaires et coloration. La caractérisation des départs de populations étant délicate nous effectuerons principalement notre étude sur les populations immigrantes. Le tableau 6, qui sert de base à l'analyse ci-dessous, fournit un inventaire complet des différentes populations allochtones observées sur les deux stations d'études. La nomenclature des résultats obtenus par les études de bilans, de simultanéité et de structure d'âge. Les figures 23 et 24 permettent de replacer chaque population dans son contexte.

1. Fréquence et importance numérique

Au total 57 périodes d'apports de populations ont été mises en évidence. Ces apports d'individus allochtones se répartissent à toute époque de l'année (tableau 6 et figure 25). Chaque reproduction comporte de 4 à 11 périodes d'apports. Encore convient-il de remarquer que les chiffres élevés observés pour la R1 bis 72, la R4 73 et la R1 73 sont dus à deux causes principales : la sécheresse créant une instabilité des populations, mais surtout les densités faibles permettant de mettre en évidence de nombreux déplacements d'importance minime et de nature purement stationnelle. Globalement l'importance numérique des apports demeure fonction du niveau général des densités sur le sud-ouest de l'île. Elle est évidemment plus grande au cours de la saison chaude, c'est à dire en R2 et R3, déjà moindre en R4 et très faible en R1 et R1 bis. Cette importance est également plus grande au cours de la saison 1971/72 et corres-

pond à des densités globalement plus élevées sur l'ensemble de l'île. La saison 1972/73 est marquée par une forte sécheresse limitant considérablement les effectifs sur le Sud.

Dans le détail ce sont les apports inter-stationnels qui, en général, sont numériquement les plus importants puisqu'ils représentent 81,7 % de la densité des apports. Ce sont eux qui jouent un rôle capital sur la dynamique des populations. Ils sont surtout observés en R2 et R3, c'est à dire en saison chaude et pluvieuse (tableau 7), saison où la probabilité de création d'un système dépressionnaire favorable est maximale. Seuls 3 apports inter-stationnels sont observés en dehors de ces périodes, les n° 18, 35 et 37 qui suivent chacun de peu de petites pluies et donc vraisemblablement un système dépressionnaire. En saison fraîche ou sèche (en R4, R1 et R1 bis) on observe surtout des apports à caractère intra-stationnel, c'est à dire que dans l'ensemble les mouvements de populations sont d'amplitude plus limitée.

Deux apports inter-stationnels revêtent une importance considérable, les n° 2 et 8 correspondant chacun à des arrivées soudaines de plus de 500 imagos allochtones par hectare. De tels phénomènes bouleversent radicalement les populations en place.

Tableau 7 — Répartition par reproduction des apports intra-stationnels et inter-stationnels.

	I	i	S	T
R2	6	0	3	9
R3	10	1	0	11
R4	2	0	13	15
R1	0	2	12	14
R1 bis	1	1	6	8
T	19	4	34	57

NB. I, apport inter-stationnel ; i, apport inter-stationnel probable ; S, apport intra-stationnel ; T, totaux.

Encore convient-il de ce point de vue de considérer l'importance relative des déplacements et le coefficient de multiplication de la densité qu'ils entraînent. On constate alors que ce sont les apports de la R2, le n° 2 en 1971 et le n° 25 en 1972, qui provoquent le plus grand renouvellement. Ces populations allochtones R2 arrivent en effet à une époque où le niveau des populations locales R1 bis est très faible. Ces apports s'effectuent à la faveur d'un système dépressionnaire ⁽⁺⁾ ; les pluies locales sont ainsi abondantes, favorisant les pontes des nouveaux arrivants qui se sédentarisent et déposent leurs œufs simultanément peu après leur arrivée. Il y a ainsi une synchronisation très marquée du cycle biologique et ces apports marquent en fait le début d'une nouvelle saison acridienne. Ces apports ont un caractère très général et l'on peut aisément en retrouver la trace dans les données d'archives. Il convient cependant de ne pas négliger les autres mouvements de populations, principalement en R3, qui peuvent influencer fortement sur l'évolution acridienne locale (ex. apport n° 8).

Les périodes de départs sont plus difficiles à recenser avec exactitude. Nous avons pu en mettre en évidence un certain nombre en étudiant en particulier la phénologie des populations femelles et leur degré de sédentarisation. Le tableau 8 résume la situation en indiquant à la fois le nombre de cas d'apports de populations allochtones, le devenir de ces populations une fois arrivées sur la plaine (départ ou sédentarisation) et le devenir des populations autochtones (départ ou sédentarisation). Des départs de po-

(+) Le cyclone tropical Agnès en décembre 1971 pour l'apport n° 2 et une vaste dépression extra-tropicale sur le canal de Mozambique en novembre 1972 pour l'apport n° 25 (cf. tableau 16).

Figures 23 et 24. Evolution acridienne sur les stations de Betindria et d'Ananademby d'octobre 1971 à août 1973.

Cadre supérieur :

- densité imaginale à l'hectare (d)
- pluviométrie en millimètres (RR)
- densité de jeunes adultes à téguments mous (surface tramée)
- principaux mouvements d'ailés :
 - flèches blanches : apports d'imagos et numérotation
 - flèches noires : départs d'imagos.

Cadre inférieur : Structure d'âge des populations.

- 1 mm² représente un individu capturé
- 1 à 5 : stades larvaires (mâles et femelles)
- m jeunes femelles à téguments mous
- d femelles nullipares à téguments durs
- v femelles présentant des ovocytes en vitellogénèse
- o femelles présentant des œufs chorionnés dans les ovaires
- P1 à P3 première, deuxième et troisième ponte.



Figure 23a. BETINDRIA (1971).

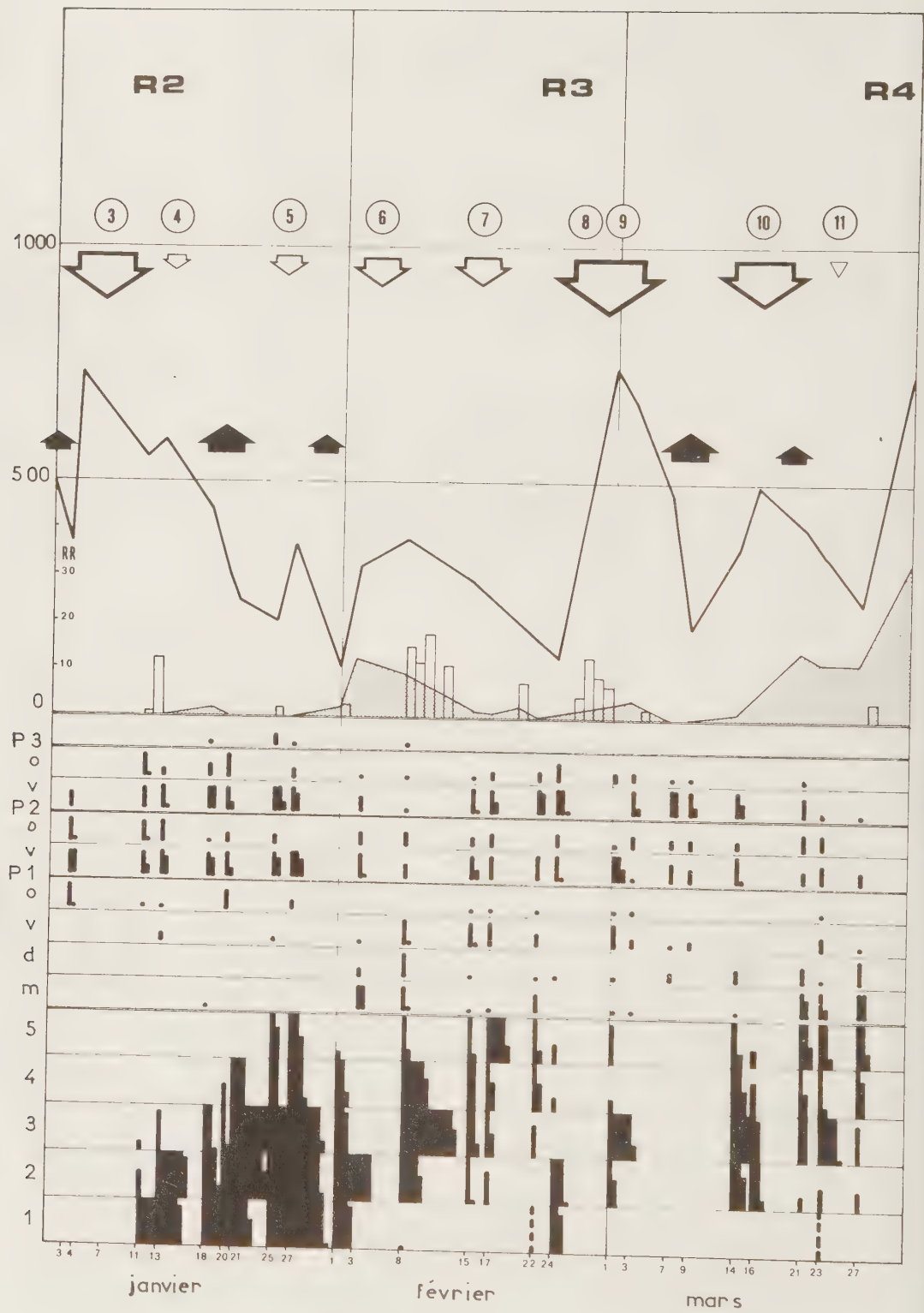


Figure 23b. BETINDRIA (1972).

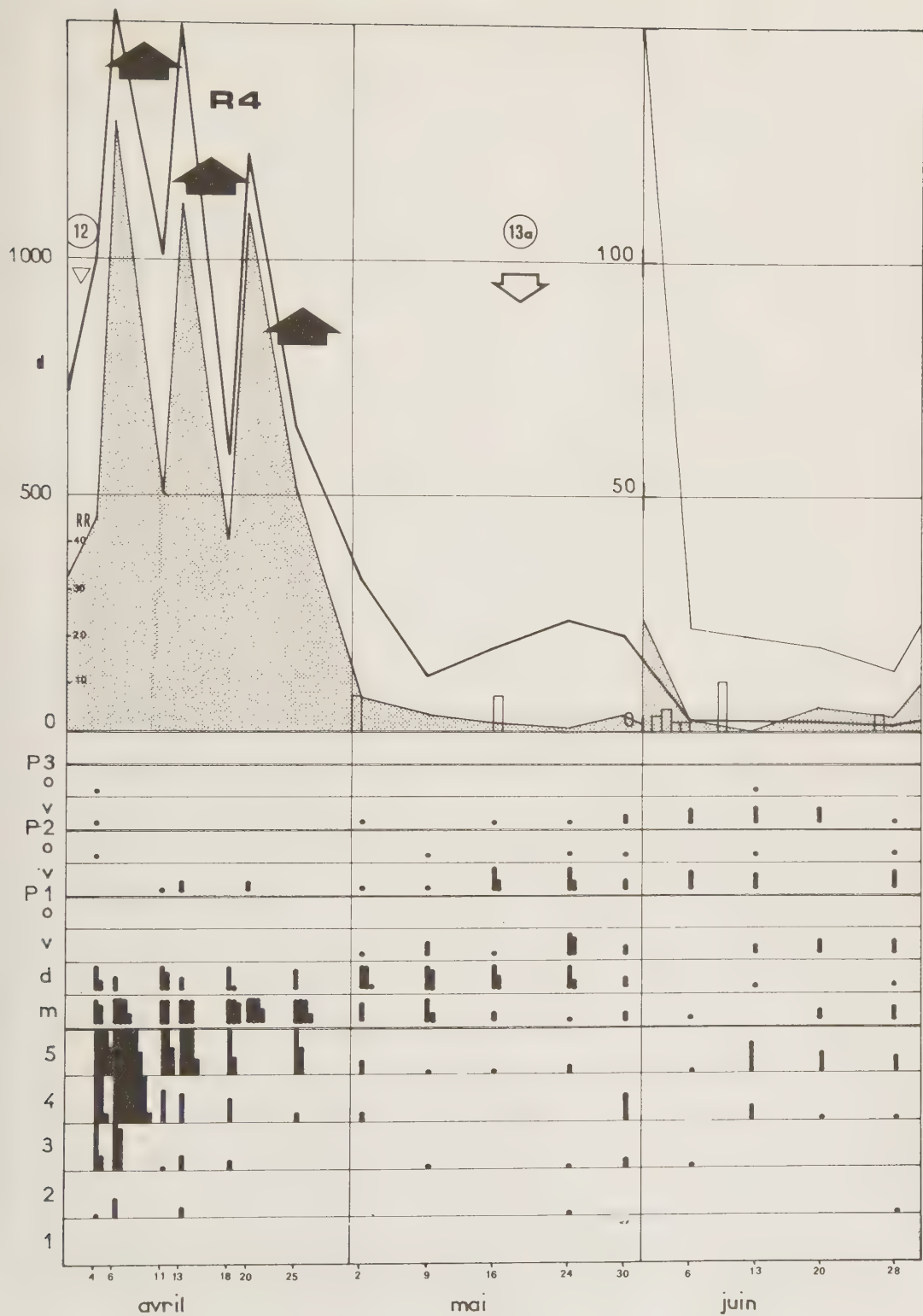


Figure 23c. BETINDRIA (1972).

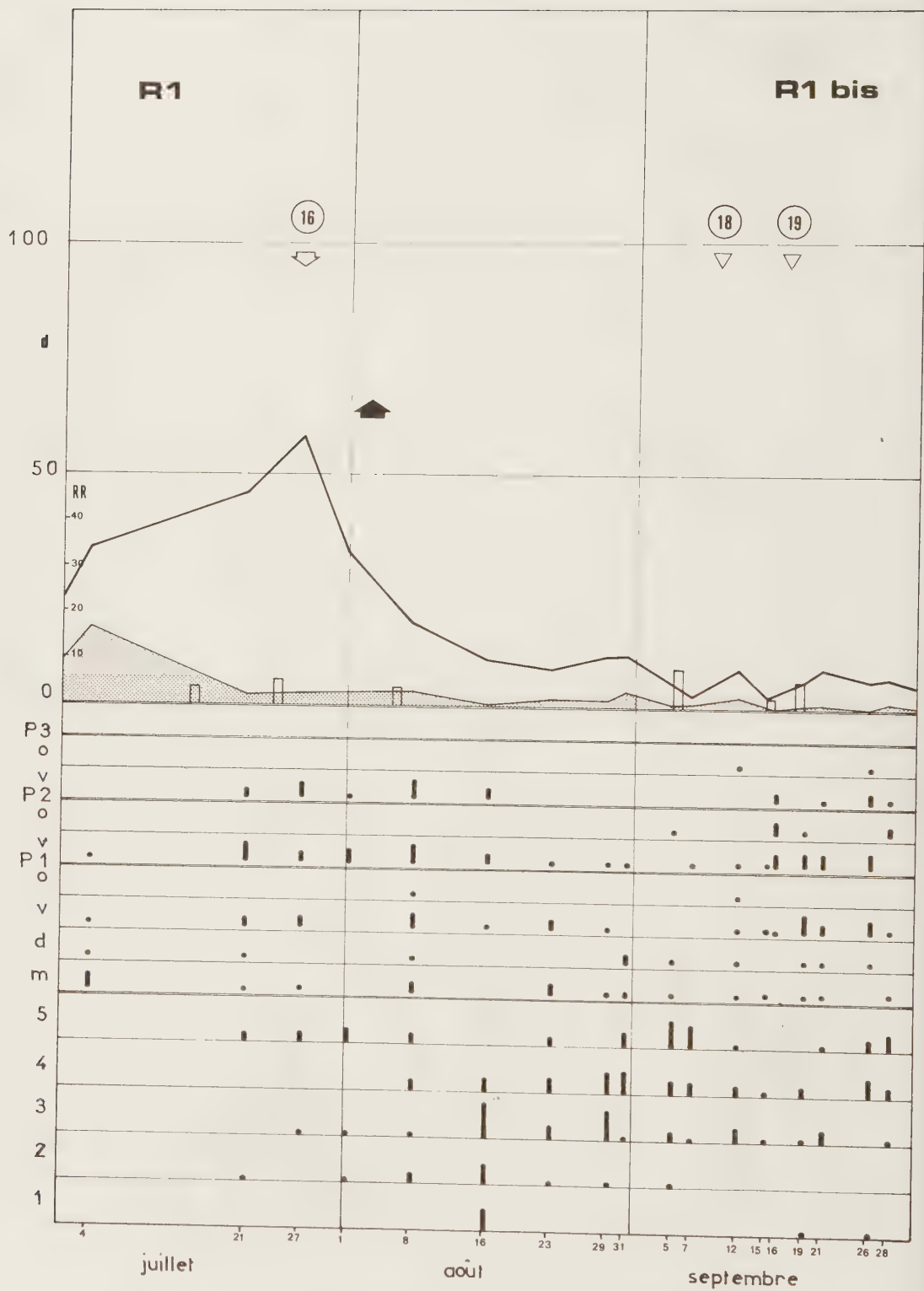


Figure 23d. BETINDRIA (1972).

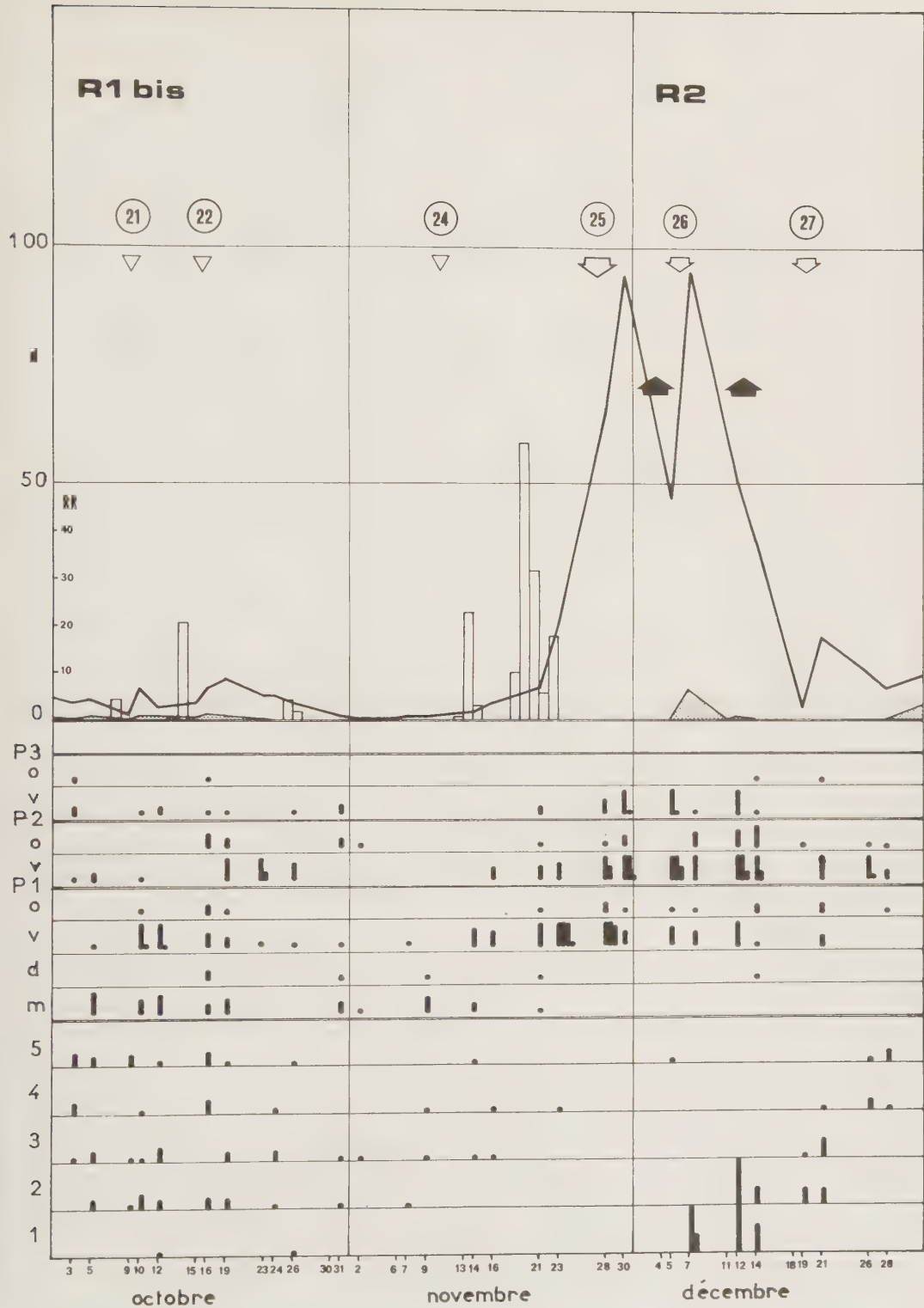


Figure 23e. BETINDRIA (1972).

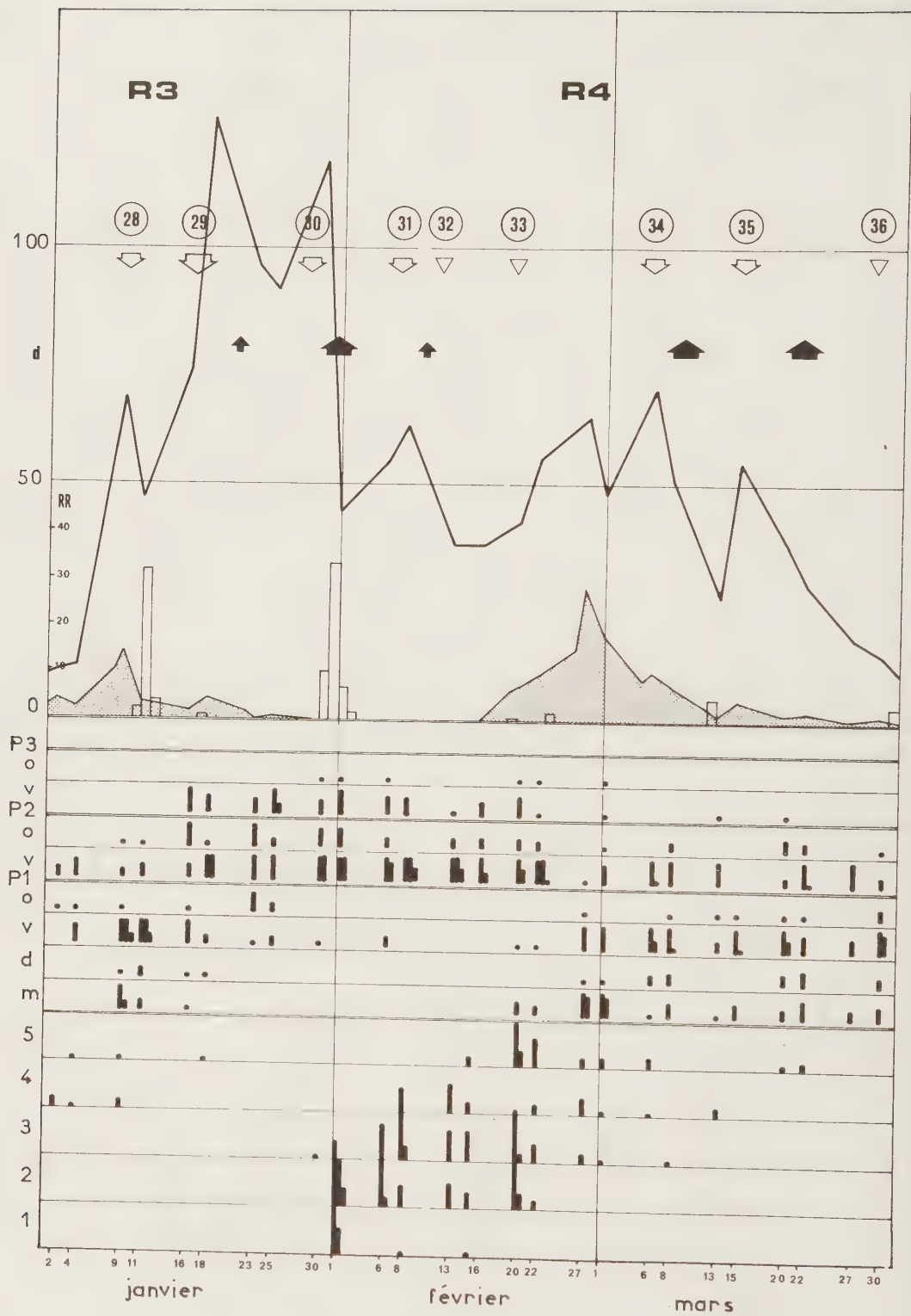


Figure 23f. BETINDRIA (1973).

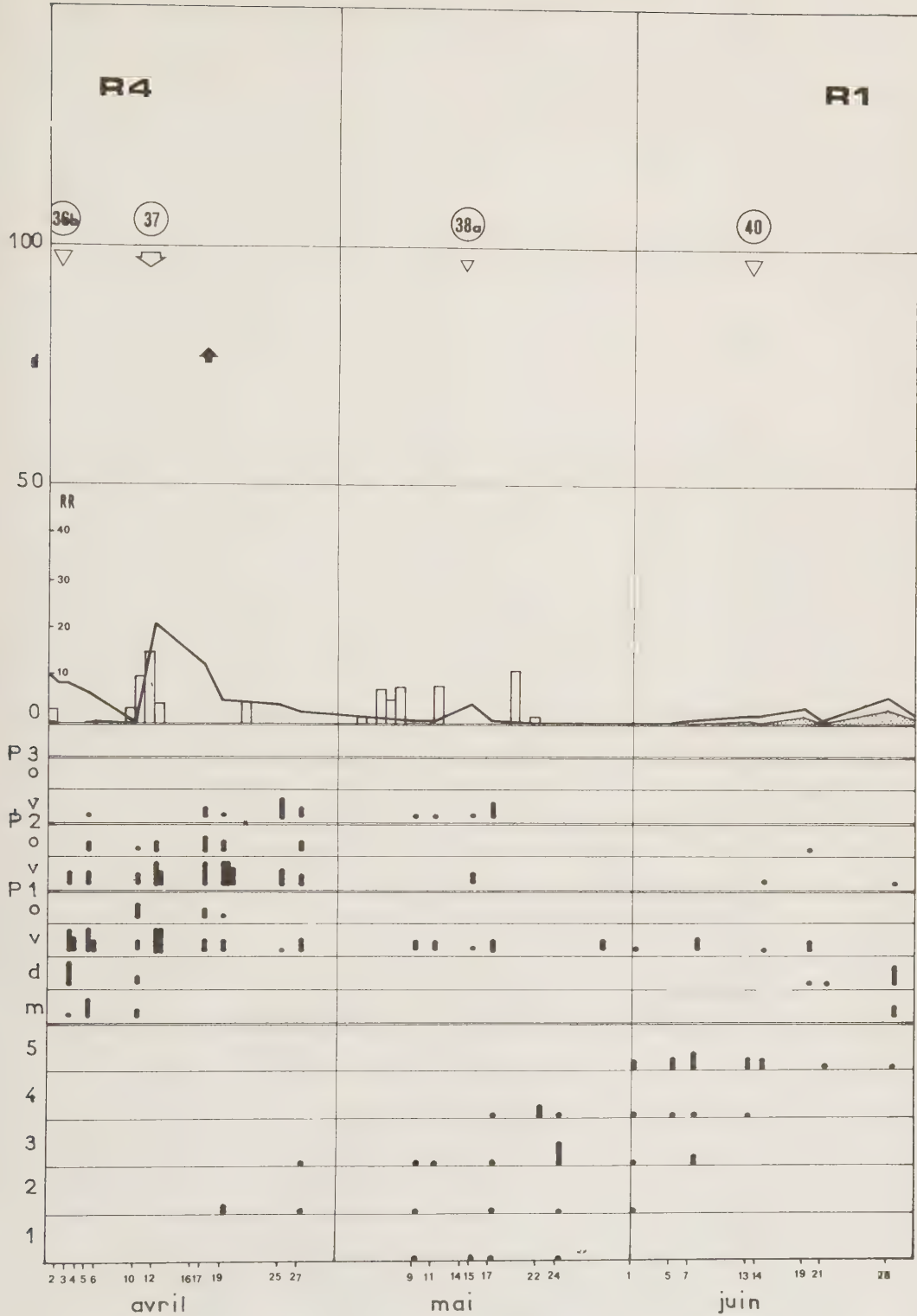


Figure 23g. BETINDRIA (1973).

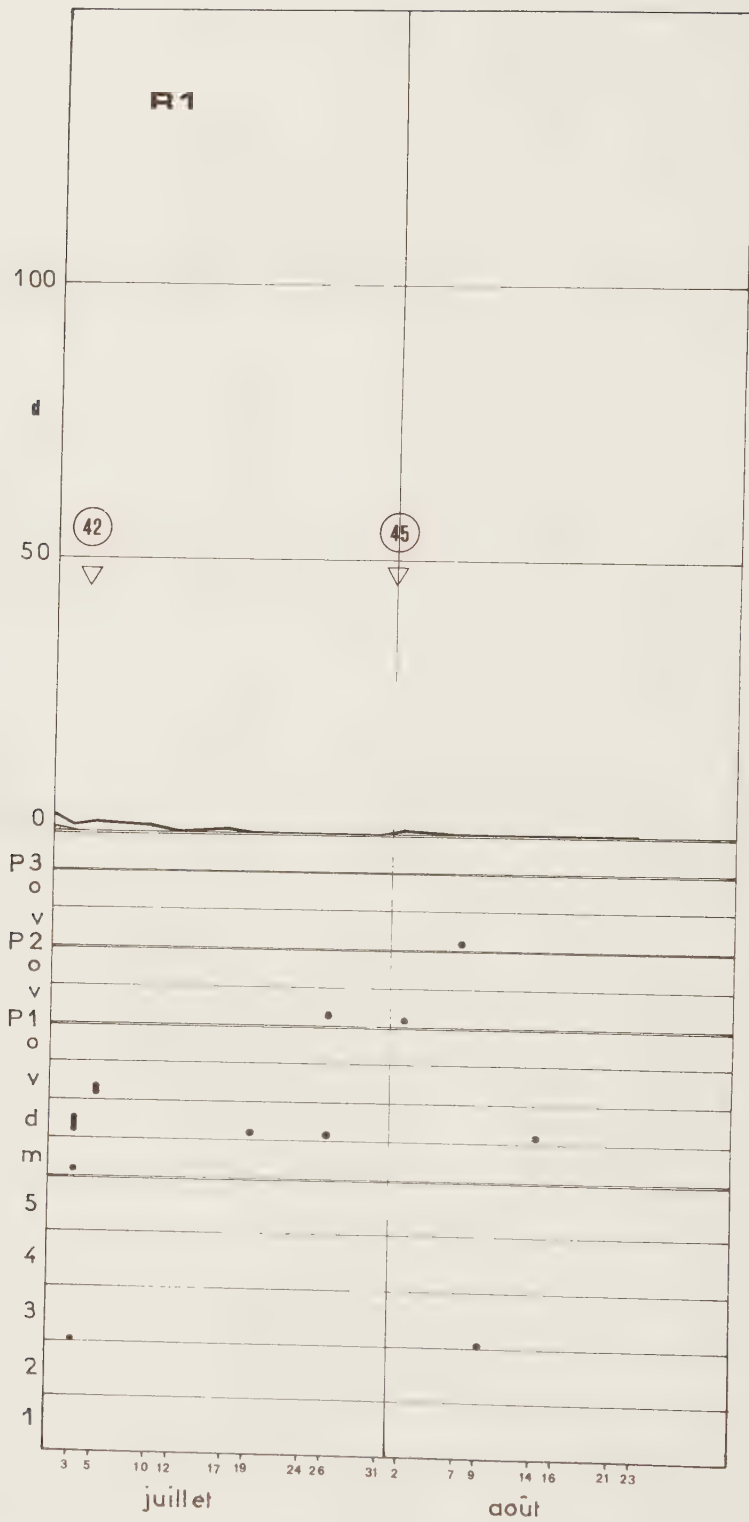


Figure 23h. BETINDRIA (1973).

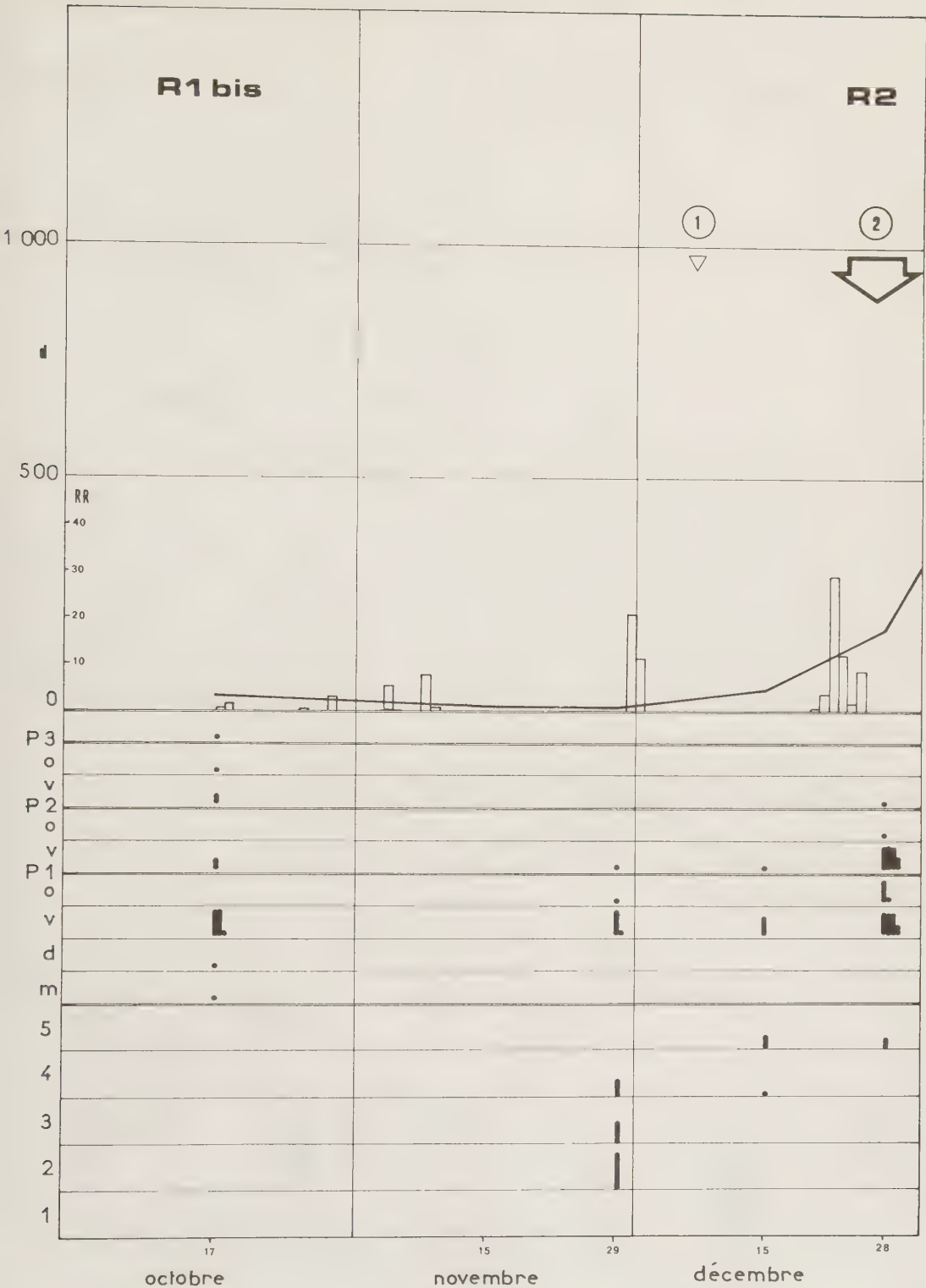


Figure 24a. ANANADEMBY (1971).

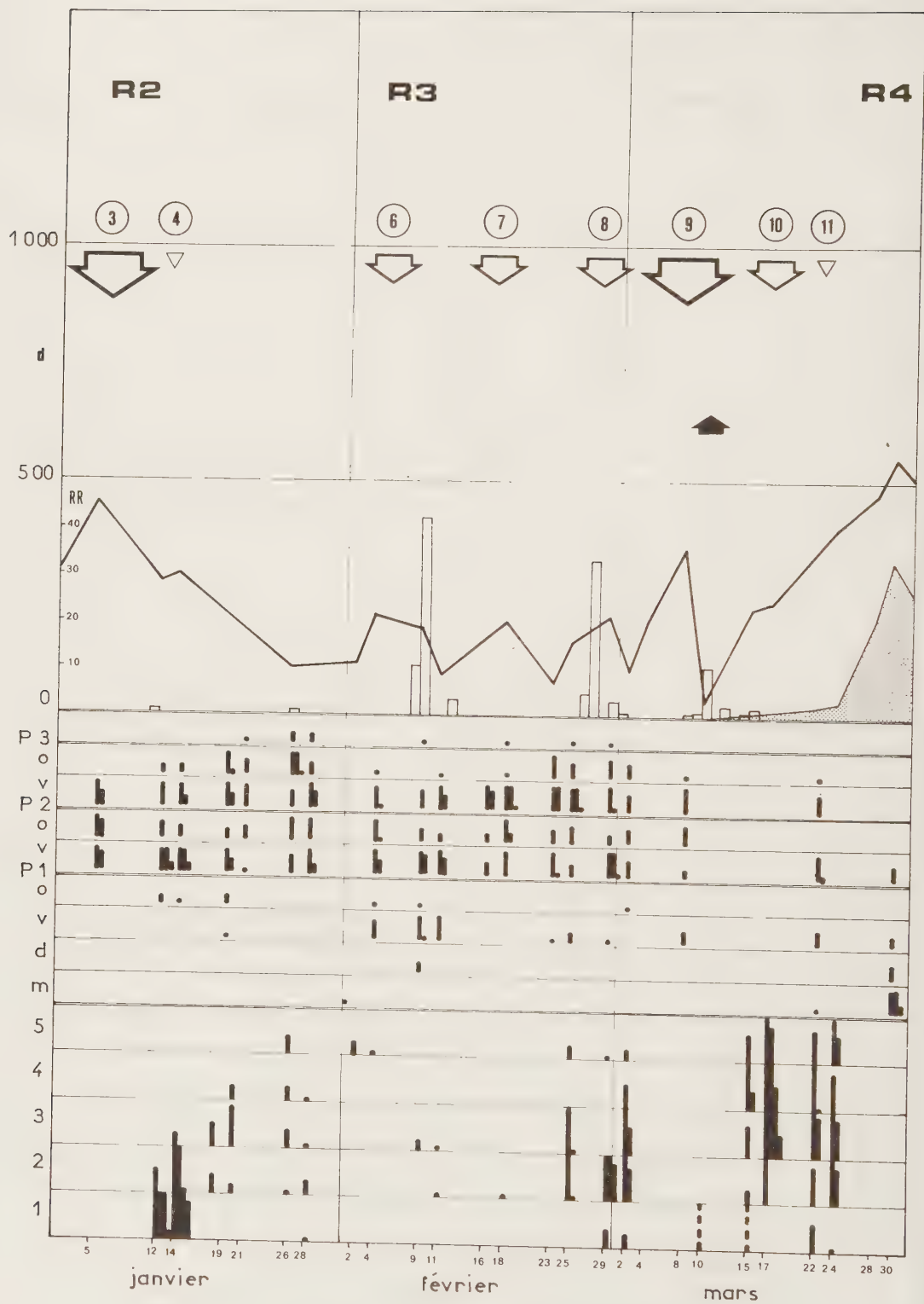


Figure 24b. ANANADEMBY (1972).

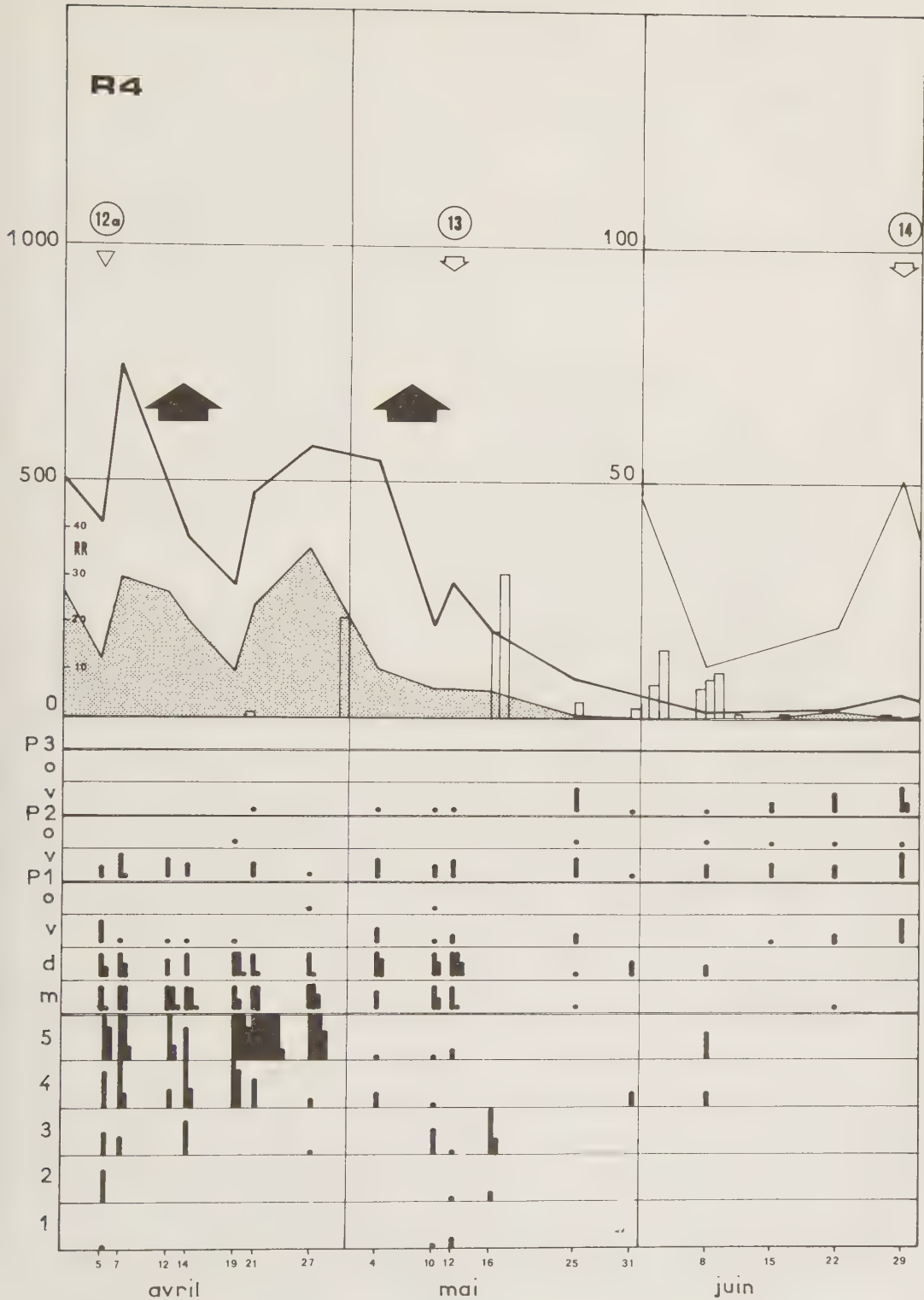


Figure 24c. ANANADEMBY (1972).

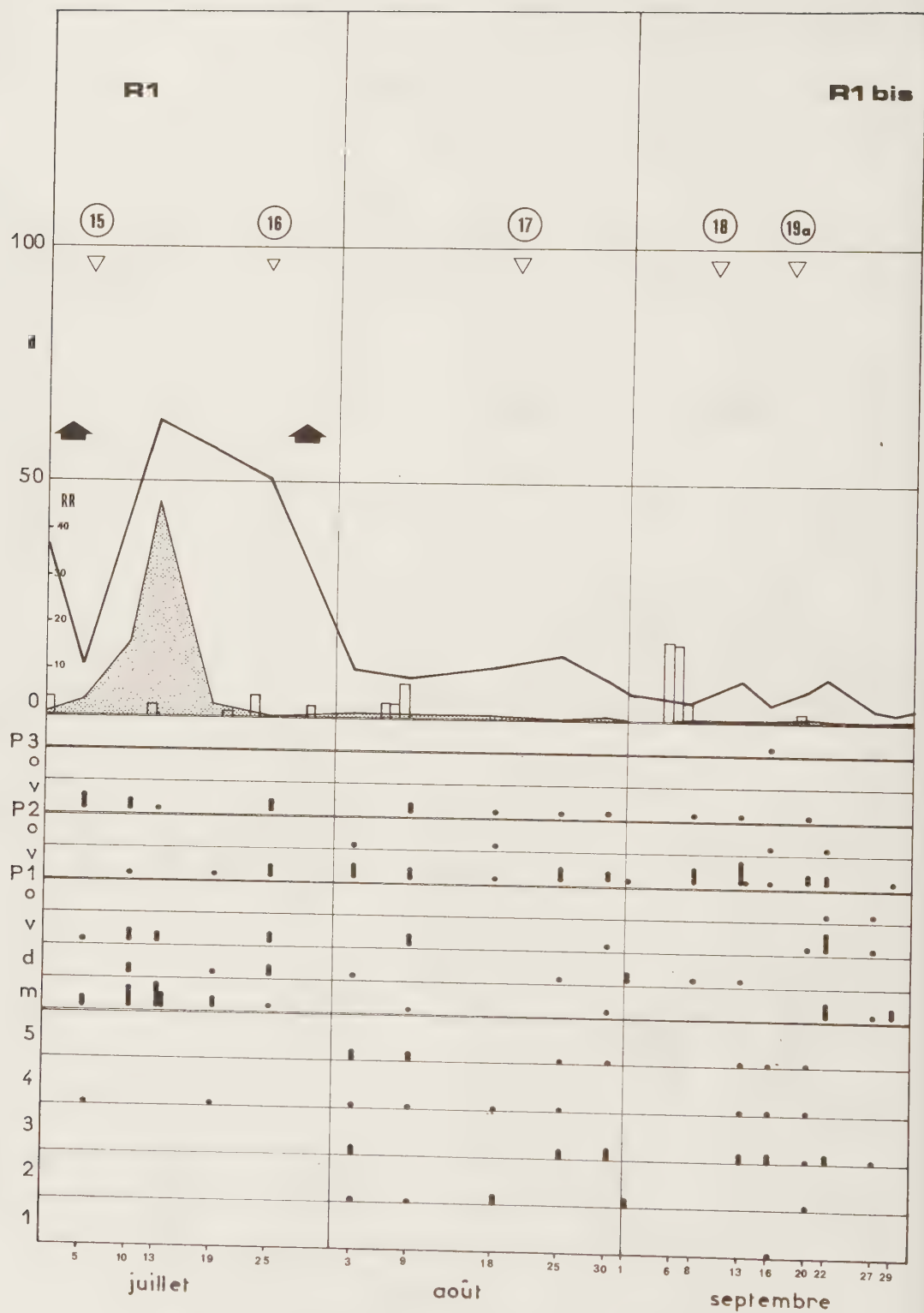
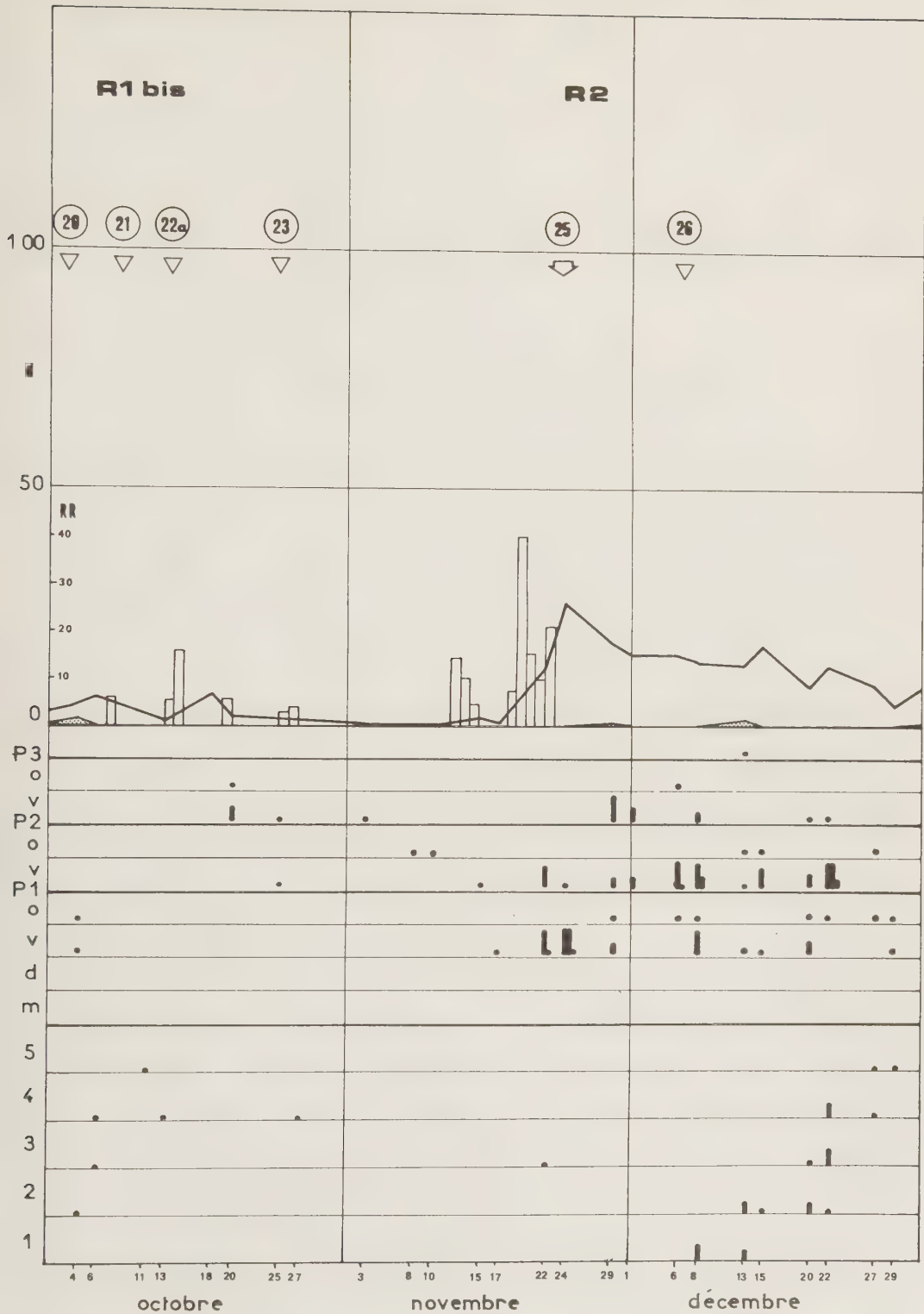


Figure 24d. ANANADEMBY (1972).



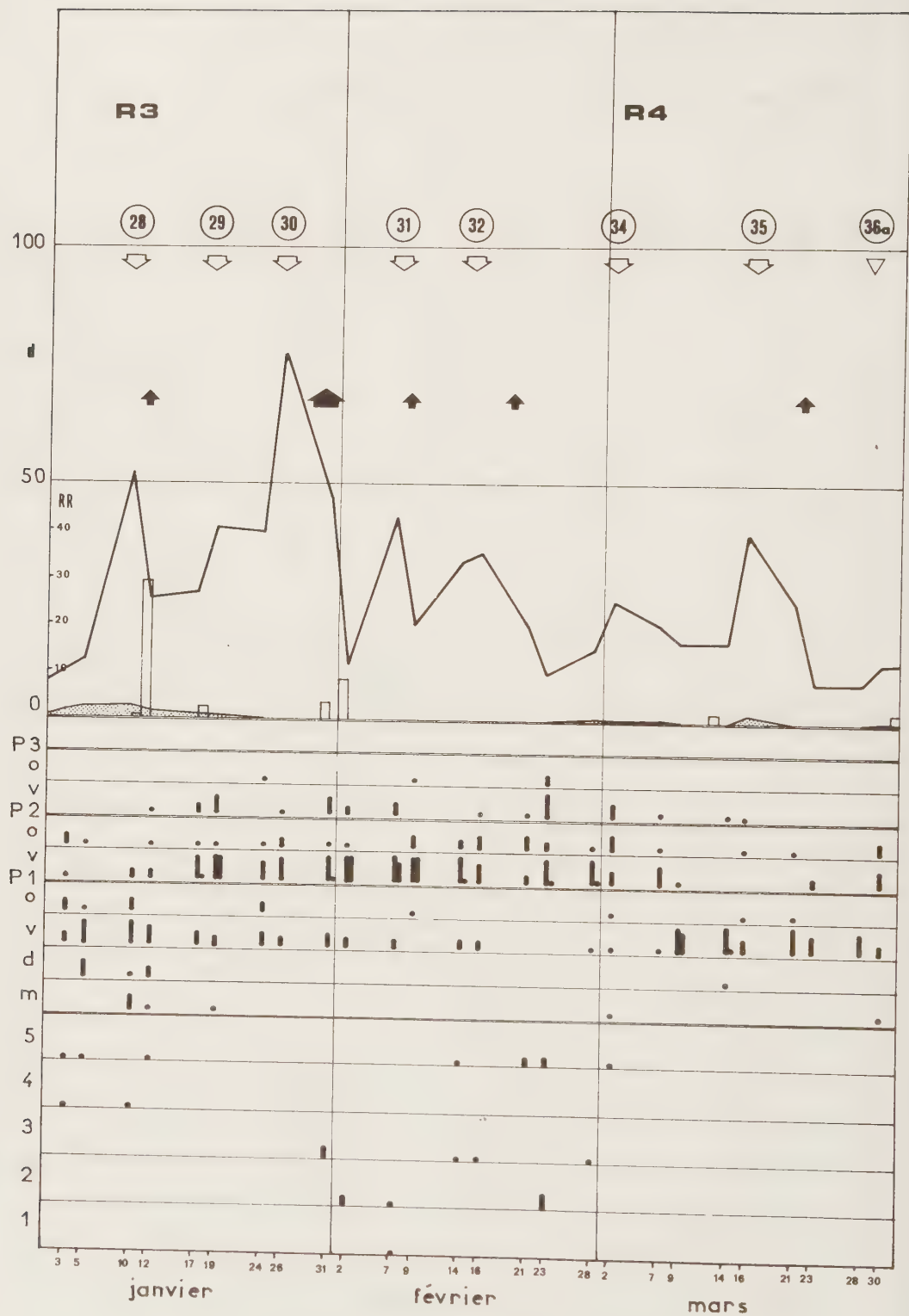


Figure 24f. ANANADEMBY (1973).

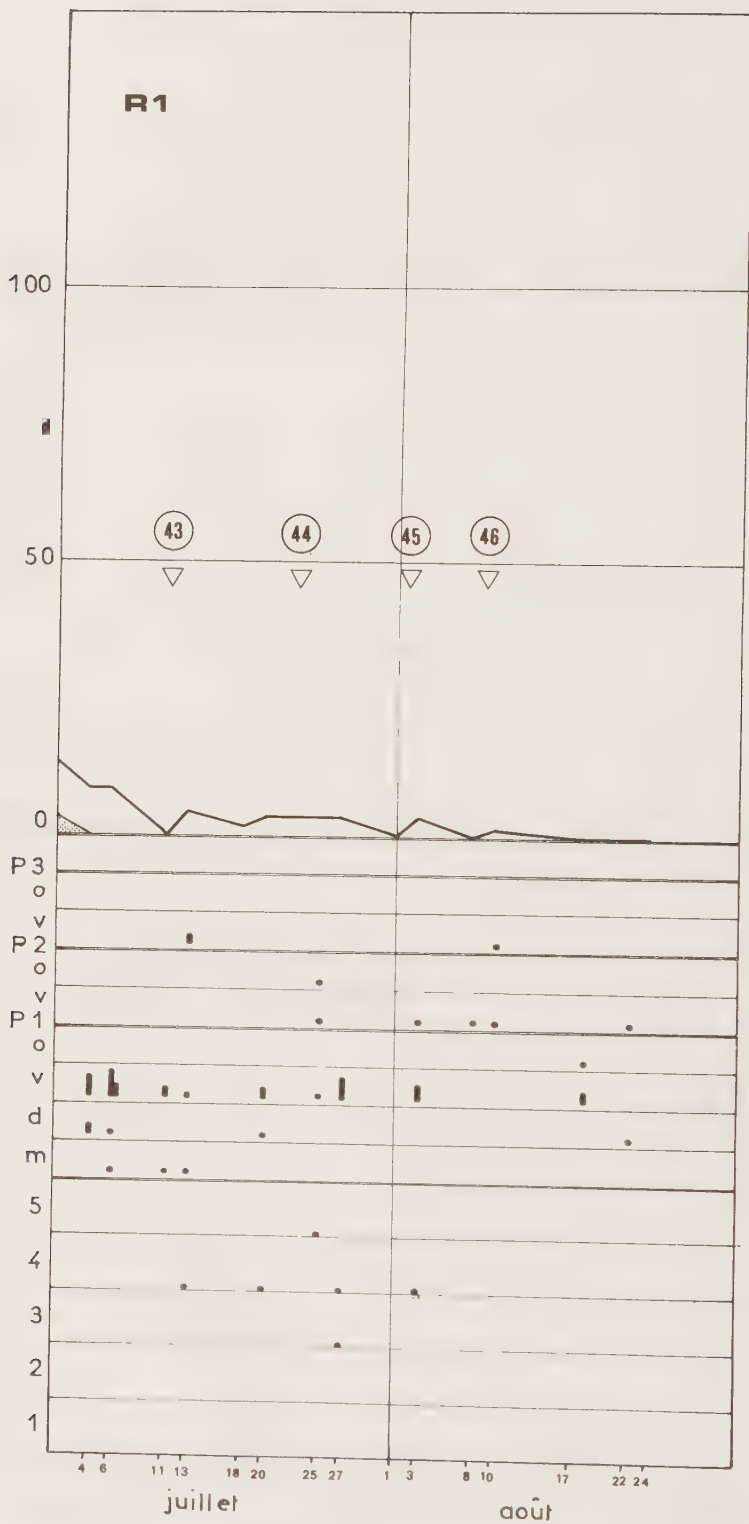


Figure 24h. ANANADEMBY (1973).

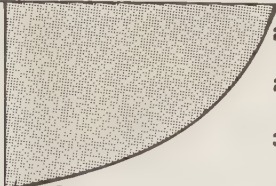
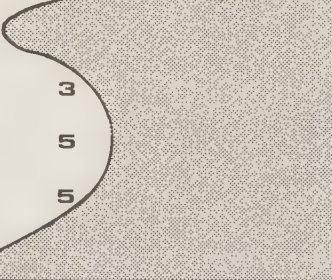
		Densité d'imagos allochtones						
		$d < 5$	$5 \leq d < 10$	$10 \leq d < 100$	$100 \leq d < 500$	$500 \leq d$		
1971	R2				2	2	1	5
	R3				2	3	1	6
	R4				3	1		4
1972	R1	1	1	2			4	
	R1bis	4	4					8
	R2	1			3			4
	R3			5			5	
1973	R4	5	1	5			11	
	R1	9	1					10
Totaux		20	7	22	6	2	57	

Figure 25. Répartition des périodes d'apports par reproduction en fonction de la densité, d , des imagos allochtones.

NB. Les apports inter-stationnels ne sont comptés qu'une seule fois pour les deux stations.

Tableau 8 — Fréquence des mouvements de populations.

Repro- ductions	Populations allochtones					Populations autochtones
	Apports	Départs	Sédentarisation			
			S+	S±	?	
R 2	9	5	4			?
R 3	12	9	2	1		+
R 4	4	3		1		=
R 1	5	3	2			—
R 1 bis	10	6	1	1	2	?
R 2	6	4	2			?
R 3	10	8	2			+
R 4	13	6	1	4	2	—
R 1	11	6	1	1	3	?
	80	50	15	8	7	

S+ Sédentarisation des populations allochtones

S± Sédentarisation probable

? Cas indéterminés

+ Sédentarisation des populations autochtones

— Départ

= Départ massif

} des populations autochtones en cours de maturation sexuelle.

N.B. Les apports inter-stationnels sont ici comptés deux fois.

pulations sont ainsi observés à toute époque de l'année. De nombreuses populations allochtones ne font que passer sur nos stations et repartent rapidement. 62,5 % des populations allochtones ne se sédentarisent pas et repartent. En densité elles ne représentent cependant que 55,1 % des individus ; c'est à dire qu'environ une moitié des femelles allochtones arrivant sur la plaine repart sans avoir pondu. La répartition n'est cependant pas la même suivant que l'on considère les apports intra ou inter-stationnels. Pour ces derniers le pourcentage de sédentarisation (par rapport aux densités) est de 51,9 %. Ces apports s'effectuent en effet fréquemment à la faveur de systèmes dépressionnaires de grande ampleur accompagnés de pluies. Par contre, pour les apports de nature intra-stationnelle, seuls 13,3 % des individus se sédentarisent ; il s'agit là en effet de petits déplacements généralement indépendants des situations météorologiques dépressionnaires (cf. chapitre 4). D'une manière générale nous verrons au chapitre 3 que la sédentarisation des populations est étroitement liée à la pluviométrie locale.

Des départs de populations sont généralement observés lorsque des imagos autochtones émergent en période sèche. C'est le cas en particulier des R4 tant en 1972 qu'en 1973. Les pertes de populations sont alors importantes ; les imagos quittent les stations côtières à un rythme accéléré et la densité résiduelle des populations R4 à l'approche de la station fraîche est très faible (inférieure à 10 imagos par hectare en 1972, presque nulle en 1973). Ce phénomène correspond d'ailleurs à l'évolution normale de la pluviométrie. La saison des pluies se terminant en moyenne vers le mois de mars, la R4 émerge très généralement en début de saison sèche et les jeunes imagos quittent la plaine côtière où les stations deviennent peu propices. Une deuxième petite saison des pluies survient fréquemment en mai, trop tard pour retenir les imagos R4, mais pouvant favoriser le développement de la R1 de début de saison fraîche.

2. Phénologie des populations migrantes

La phénologie des populations allochtones reste difficile à appréhender avec exactitude et il convient d'aborder ce problème avec discernement. En effet il arrive fréquemment que les apports s'effectuent à la faveur d'une dépression accompagnée de pluies rendant le milieu momentanément propice. Les nouvelles femelles pondent alors quelques heures après leur arrivée et la structure phénologique observée à la prospection suivante ne correspond plus à la structure réelle de la population migrante mais à une structure sensiblement plus vieille. Le problème n'est pas seulement théorique ; il revêt une importance pratique si l'on veut être capable d'estimer avec assez de précision le nombre de pontes déposées sur les stations. Il est possible dans la plupart des cas d'effectuer une correction approximative en tenant compte des données suivantes : la présence d'une pluviométrie abondante au moment des apports ayant pu inciter les femelles à pondre en masse rapidement, le rythme de ponte, la date présumée des arrivées par recoupement entre les deux stations, l'allure générale des courbes de classes d'âges imaginaires. De telles corrections se sont révélées assez peu souvent nécessaires sauf pour les apports R2 en 1971 et 1972. Tout repose donc finalement sur l'espacement des prospections et celui-ci ne pouvant, pour des raisons pratiques, être réduit à une seule journée, une certaine imprécision demeure dans tous les cas de telle sorte que les résultats ne peuvent être donnés qu'à titre indicatif.

Globalement les apports à dominante de femelles nullipares à téguments durs sont majoritaires : 70,5 % contre 48,7 % d'apports comportant des femelles unipares et 15,4 % des femelles bipares (l'ensemble est supérieur à 100 car il y a des apports de composition mixte) (tableau 9 a). En densité ce sont les femelles nullipares qui sont les plus nombreuses : 47,1 % sur Betindria et 43,6 % sur Anademby contre un pourcentage légèrement plus faible de femelles unipares et peu de femelles bipares (tableau 9 b). On remarquera la similitude des résultats entre les deux stations : pour les femelles nullipares et unipares la différence n'est pas significative. Si l'on distingue les deux catégories d'apports on observe une nette différence au niveau des densités et alors que les apports stationnels comportent 81,5 % de femelles nullipares dures,

Tableau 9.Phénologie des populations allochtones.

a. Fréquences

Age	T	I	S
NPD	55/78 (70.5)	33/49 (67.3)	21/24 (87.5)
1P	38/78 (48.7)	26/49 (53.1)	11/24 (45.8)
2P	12/78 (15.4)	9/49 (18.4)	3/24 (12.5)

b. Densités comparées sur Betindria et Ananademby

Age	BETINDRIA		ANANADEMBY	
	S	I	S	I
NPD	213.6 (83.2)	561.1 (40.4)	93.3 (77.8)	274.9 (38.0)
1P	36.5 (14.2)	637.9 (45.9)	19.6 (16.3)	305.1 (42.2)
2P	6.5 (2.6)	189.7 (13.7)	7.0 (5.9)	143.8 (19.8)

Age	BETINDRIA	ANANADEMBY
NPD	774.7 (47.1)	368.2 (43.6)
1P	674.4 (41.0)	324.7 (38.5)
2P	196.2 (11.9)	150.8 (17.9)

c. Densités comparées entre apports intra-stationnels et inter-stationnels.

Age	T	I	S
NPD	1.142.9 (45.9)	836.0 (39.6)	306.9 (81.5)
1P	999.1 (40.1)	943.0 (44.6)	56.1 (14.9)
2P	347.0 (13.9)	333.5 (15.8)	13.5 (3.6)

Age Age physiologique :
 NPD femelles nullipares à téguments durs
 1P femelles unipares
 2P femelles bipares
 I Apports inter-stationnels
 S Apports intra-stationnels
 T Totaux
 Les pourcentages sont entre parenthèses.

on en rencontre seulement 39,6 % dans les apports inter-stationnels (tableau 9 c). Chez ces derniers au contraire les femelles unipares sont majoritaires avec 44,6 % contre 14,9 % pour les apports intra-stationnels. On peut évidemment s'interroger sur les raisons d'une telle différence statistiquement significative. Il semble qu'elle soit purement occasionnelle et dépende largement des proportions relatives des différentes classes de femelles au niveau des aires de départ lors de l'incitation à l'envol. Si l'on considère pour chaque catégorie d'apports les probabilités d'apparition des différentes classes (nullipares, unipares et bipares) on constate qu'elles ne sont pas significativement différentes entre apports intra-stationnels et inter-stationnels (tableau 9 a).

Dans le détail, la composition phénologique de chaque apport est relativement variable (tableau 6). A l'intérieur de chaque reproduction on peut constater un «vieillissement» progressif des populations allochtones particulièrement net en R2 et R3. Les premiers apports abondants d'une reproduction (n° 2 R2 71, 3 R3 72, 25 R2 72, 28 R3 73) sont généralement constitués en majorité de femelles nullipares et viennent fréquemment s'insérer en porte à faux sur l'évolution phénologique autochtone. Au contraire les apports suivants correspondent souvent à des populations plus âgées qui contiennent alors des pourcentages croissants de femelles unipares et bipares. Le tableau 6 montre nettement l'évolution de la phénologie des différents apports : rajeunissement avec les premiers apports d'une reproduction puis «vieillissement» progressif des populations allochtones. Ainsi en 1972, de l'apport n° 2 au n° 7, les femelles qui arrivent sont de plus en plus âgées. L'apport n° 8 provoque un rajeunissement brutal des populations locales de par sa grande importance numérique ; les apports suivants, 9 et 10, sont constitués d'individus plus âgés. De même au cours de la saison 1972/73 l'apport n° 25 correspond à une population jeune et les apports n° 26 et 27 à un vieillissement ; l'apport R3 n° 28 contribue à rajeunir les populations puis à nouveau des apports plus âgés sont notés. En définitive il semble que l'on ait affaire à chaque fois à un brassage à un échelon restreint (à l'intérieur de la zone d'influence du front de brise de mer par exemple) de populations arrivées précédemment sur le Sud à l'état nullipare à la faveur d'un déplacement inter-stationnel de grande ampleur (type inter-régional).

En ce qui concerne les départs on constate qu'aussi bien des femelles nullipares que pares quittent les stations de Betindria et d'Ananademby. Il est à remarquer que si les individus émergent dans un milieu défavorable (xérotrophe) ils quittent la station au stade nullipare très peu de temps après le durcissement de leurs téguments, dès l'acquisition du pouvoir d'envol. En R4 et R1 bis, faisant leur apparition en période sèche, on observe le départ rapide des populations autochtones et de nombreux mouvements intra-stationnels de jeunes populations nullipares. Les populations âgées sont beaucoup plus rares. De toute évidence les jeunes imagos fuient la plaine côtière dès qu'ils en ont la possibilité, à la découverte d'un milieu plus favorable. A ce stade les réserves adipeuses sont insuffisantes pour permettre des vols soutenus mais d'une part la possibilité d'envol existe et l'insecte en profite certainement, d'autre part rien ne prouve que les vols ont lieu sur de longues distances ; le déplacement peu fort bien s'effectuer par de petits vols successifs de courtes durées. Ainsi que nous le verrons au chapitre 5, des individus quittant la bordure côtière en R4 ont été récupérés à plusieurs centaines de kilomètres ; cependant plusieurs mois séparent la date des marquages de celle des recaptures si bien que le déplacement a fort bien pu s'effectuer en de nombreuses petites étapes successives, par un système d'essais et d'erreurs permettant d'ailleurs un ajustement progressif et beaucoup plus souple des populations à la position de leur optimum écologique. Les nombreux mouvements intra-stationnels (parfois denses comme en R4 72) sont la manifestation de cette activité «fébrile» de populations encore jeunes, peu aptes à voler sur de longues distances, mais cherchant à fuir leur milieu d'origine par des vols successifs de petite amplitude.

Ainsi, bien que des modulations puissent survenir avec l'âge dans l'aptitude au vol et dans la réceptivité des femelles aux facteurs du milieu, des déplacements sont

susceptibles de prendre largement place à tout âge de la vie imaginaire, du début de la maturation somatique à la deuxième ponte. Nos études permettent alors de situer les données de WINTREBERT (1969) dans un cadre plus général. Cet auteur observe, dans la région du plateau de Betioky, en novembre et décembre des apports de femelles R2 nullipares, prêtes à pondre, et en avril des départs de femelles R4 nullipares et mûres. Nous retrouvons effectivement les mêmes phénomènes (apports R2 n° 2 en décembre 1971, n° 25 en novembre 1972, départs R4 en avril 1972) mais ceux-ci ne constituent que quelques cas de déplacements parmi bien d'autres. Il est vrai qu'ils sont généralement bien marqués car ils affectent le plus souvent des populations denses et correspondent aux deux principaux mouvements de populations : nord-sud en début des pluies et sud-nord en fin des pluies. Cependant il ne s'agit pas là d'une règle absolue ; de plus de nombreux mouvements de populations d'âges divers peuvent survenir. Ainsi au cours de la saison 1972/73 si l'on observe effectivement des arrivées de femelles nullipares en R2, on constate un départ rapide de ces individus après la première ou la deuxième ponte. En R3 la population est alors renouvelée par de nombreuses arrivées de femelles en majorité unipares (apports n° 29 à 32). Ainsi, si l'évolution normale de la pluviométrie rend les apports en R2 et les départs en R4 particulièrement nets, toute altération de cette évolution pluviométrique se traduit par une modification du schéma de base des déplacements. En définitive il n'y a de règle générale que dans la mesure où les précipitations suivent une évolution annuelle moyenne, or en climat aride celle-ci est fréquemment soumise à d'importantes variations.

3. Sex-ratio

Pour chaque apport les maximums d'arrivées des deux sexes peuvent être enregistrés simultanément ou successivement. Si 15 % des cas demeurent difficilement interprétables, dans 31,2 % des apports l'un des deux sexes arrive avant l'autre et dans 53,8 % les mâles et les femelles arrivent en même temps, bien que cette simultanéité puisse n'être qu'apparente et résulter du trop grand espacement des prospections. Dans la mesure où la densité des apports des deux sexes fournit par la méthode des bilans ne constitue pas une mesure directe, il semble inutile de chercher à caractériser chaque période d'apports par une sex-ratio particulière. Il est par contre possible d'aborder le problème d'une manière plus générale en considérant l'effet des déplacements sur la sex-ratio globale de la population. Des modifications de cette valeur peuvent traduire une aptitude au vol plus ou moins grande selon le sexe ou une sensibilité différente aux variations des facteurs du milieu. On constate que la sex-ratio globale de la population baisse dans deux cas : au cours des périodes d'émergence et au cours des périodes d'apports, alors qu'elle a tendance à augmenter au cours des périodes de pertes. Pour les périodes d'apports la sex-ratio est significativement différente entre les populations autochtones et allochtones : 1,69 et 1,67 pour les premières contre 1,21 et 1,36 pour les secondes respectivement sur Betindria et Ananademby. C'est à dire d'une part qu'il y a un excédent de mâles dans les populations autochtones et que d'autre part, bien qu'existant également chez les populations allochtones, cet excédent y est plus réduit. Si l'on admet que la valeur observée pour les émergences sur les stations d'études est représentative de la sex-ratio initiale des populations allochtones au moment des émergences sur leurs stations d'origine (hypothèse raisonnable si l'on considère globalement les phénomènes sur deux années), cela signifie que les femelles arrivent plus facilement sur les stations de la plaine côtière grâce à une aptitude au vol plus élevée ou/et à une mortalité plus faible. La première hypothèse semble en accord avec les résultats de MICHEL (1972) concernant l'aptitude au vol de *Schistocerca gregaria* FORSK. Il est également à noter que nos propres études effectuées sur le plateau malgache de l'Horombe en 1970 — dans une aire d'origine probable pour les populations allochtones arrivant sur la plaine de Lavanono — indiquaient une valeur moyenne de la sex-ratio comprise

entre 1,5 et 2,0 (LECOQ, 1972a) avec une augmentation lors de départs de populations enregistrés en janvier et une baisse jusqu'au voisinage de l'unité lors d'arrivées vers le mois d'avril. Par ailleurs si l'on considère la sex-ratio des apports intra-stationnels on constate qu'elle se rapproche de celle des populations autochtones (1,63) alors que celle des apports inter-stationnels est voisine de l'unité (1,17). Tous ces faits militent en faveur, chez les femelles, d'une aptitude au vol plus élevée responsable d'une baisse de la sex-ratio dans les populations allochtones. On est ainsi amené à envisager un transport actif ou l'aptitude au vol particulière à chaque catégorie de la population détermine la composition de la fraction qui arrive.

4. Nombre d'ovarioles

Nous considérerons uniquement les grands mouvements d'adultes, c'est à dire essentiellement les apports en R2 et les départs en R4 qui affectent profondément les populations locales et semblent les plus propices pour mettre en évidence des différences entre populations migrantes et sédentaires. Les nombres d'ovarioles par femelle ont été calculés par fraction de reproduction en tenant compte uniquement de ces principaux phénomènes. On distingue ainsi des reproductions autochtones, avant les principaux apports ou départs (R2₁ 71, R3 72, R4₁ 72, R1₁ 72, R1 bis 72, R2₁ 72, R4₁ 73, R1 73), allochtones après les arrivées massives (R2₂ 71, R2₂ 72, R3 73) et résiduelles après des départs importants (R4_R 72, R1_R 72, R2_R 72, R4_R 73) (tableau 10).

La figure 26 montre qu'en décembre 1971, sur Betindria, les femelles R2 pendant la première quinzaine du mois présentent en moyenne 122,6 ovarioles (R2₁). Les femelles arrivant massivement à la suite des pluies cycloniques provoquent au sein de la population une baisse du nombre moyen d'ovarioles jusqu'à 117,2 (R2₂). Le même phénomène est visible sur Ananademby et l'on remarque la grande similitude des résultats entre les deux stations. Les différences R2₁/R2₂ sont significatives tant sur Betindria que sur Ananademby ; on a donc bien affaire à deux populations anatomiquement différentes. Fait remarquable, les apports de populations en R2 72 et en R3 73 sont également accompagnés d'une baisse du nombre d'ovarioles.

Des variations significatives du nombre d'ovarioles sont également enregistrées dans le cas des départs d'imagos. Avec la R3 72 le nombre d'ovarioles par femelle baisse notablement et n'est plus que de 112,4 sur Betindria et 112,7 sur Ananademby. Il augmente avec l'apparition de la R4 autochtone tout au moins si l'on considère l'ensemble de la population avant les départs massifs de la fin avril (R4₁). On trouve alors 115,5 ovarioles sur Betindria et 115,4 sur Ananademby. Or, après le départ d'une grande partie de la population R4₁ on constate que le nombre d'ovarioles de la population résiduelle R4_R en mai et juin n'est plus que de 107,5 sur Betindria et de 108,8 sur Ananademby. La baisse est donc très importante : plus de 7 ovarioles en moyenne. Le phénomène est remarquable et indique que la fraction de population quittant la plaine de Lavanono en avril est également celle qui possède le plus fort nombre d'ovarioles (environ 116,3, en tenant compte du rapport émigrants/sédentaires, sur Betindria et 117,0 sur Anademby). Des phénomènes identiques s'observent au moment des départs de la R1 72, de la R2 72 et de la R4 73. A chaque fois ces départs sont accompagnés d'une baisse du nombre d'ovarioles au sein de la population résiduelle. A titre d'exemple, en 1973 on note une baisse du nombre d'ovarioles en R3 (112,4 et 109,9) puis une remontée en R4 (115,8 et 115,1) et enfin une baisse après les départs de la R4. La population résiduelle R4_R en avril-mai ne possède plus que 113,0 ovarioles sur Betindria et 108,9 sur Ananademby.

L'homogénéité des résultats sur Betindria et Ananademby se retrouve pour chaque fraction de reproduction qui peut être caractérisée par un nombre d'ovarioles propre généralement significativement différent de celui de la fraction précédente ou de la suivante. La variabilité des résultats est plus grande en 1973 pour plusieurs raisons : les densités sont plus faibles et les populations plus hétérogènes du fait de la

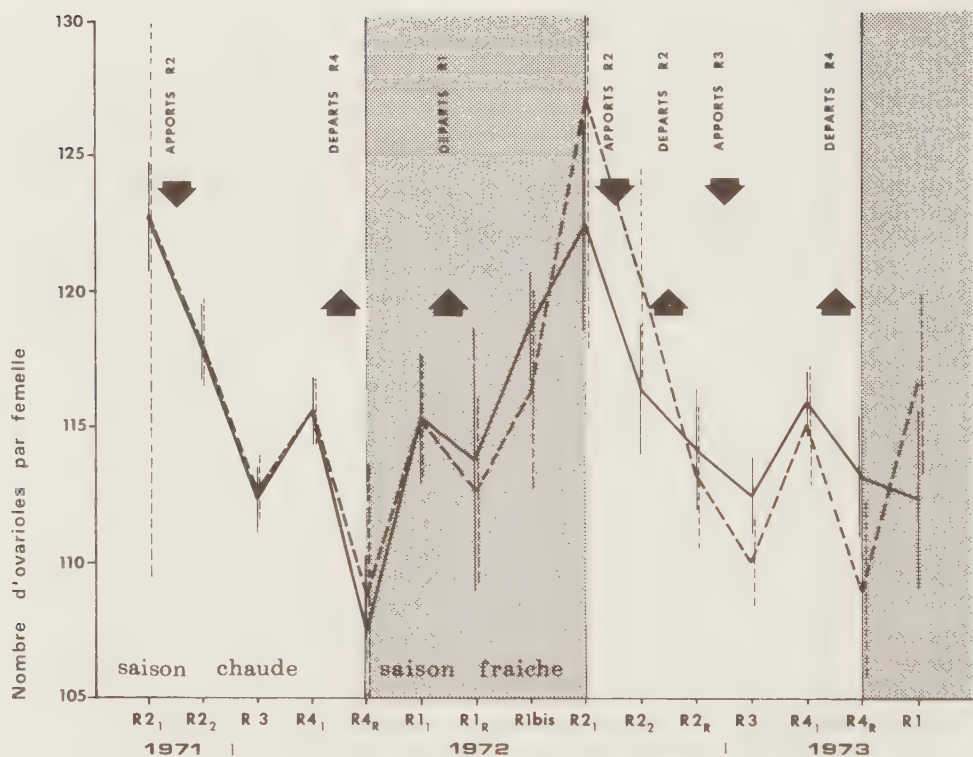


Figure 26. Conséquence des déplacements de populations solitaires sur le nombre d'ovarioles par femelle.

En ordonnée : le nombre d'ovarioles par femelle sur Betindria (—) et sur Ananademby (---) pour chaque reproduction ou fraction de reproduction, de 1971 à 1973 (avec indication de l'intervalle de confiance de la moyenne).

En abscisse : les reproductions ou fractions de reproductions.

Les flèches signalent les principaux mouvements de populations entre fractions de reproductions (apport : , ou départs : ).

Tableau 10 — Nombre moyen d’ovarioles par reproduction.

	BETINDRIA		ANANADEMBY	
	n	«t»	n	«t»
R 2 ₁	126.6 ± 2.0 (125)	++	122.8 ± 13.2 (5)	—
R 2 ₂	117.7 ± 1.4 (232)	++	117.8 ± 1.6 (211)	++
R 3	112.4 ± 1.2 (249)	++	112.7 ± 1.2 (220)	++
R 4 ₁	115.5 ± 1.2 (265)	++	115.4 ± 1.2 (269)	++
R 4 _R	107.5 ± 2.8 (57)	++	108.8 ± 4.8 (27)	+
R 1 ₁	115.3 ± 2.4 (66)	—	115.2 ± 2.2 (68)	—
R 1 _R	113.8 ± 4.8 (20)	++	112.7 ± 3.4 (37)	—
R 1 bis	119.8 ± 2.0 (128)	—	116.2 ± 3.6 (42)	+
R 2 ₁	122.3 ± 3.8 (26)	++	127.0 ± 9.2 (4)	—
R 2 ₂	116.3 ± 2.4 (109)	—	120.5 ± 3.8 (32)	++
R 2 _R	114.1 ± 2.2 (92)	—	113.2 ± 2.6 (78)	+
R 3	112.4 ± 1.4 (221)	+	109.9 ± 1.6 (154)	++
R 4 ₁	115.8 ± 1.2 (272)	—	115.1 ± 2.2 (137)	+
R 4 _R	113.0 ± 2.2 (67)	—	108.9 ± 3.2 (42)	++
R 1	112.4 ± 3.2 (25)		116.5 ± 3.2 (41)	

n nombre moyen d’ovarioles et intervalle de confiance (seuil 0.95)

«t» test de Student de comparaison des moyennes

— différence non significative

+

différence significative au seuil de 0.95

++

différence significative au seuil de 0.99

L’effectif de femelles disséquées est indiqué entre parenthèses.

moindre importance des populations autochtones et de nombreux passages de populations allochtones. Néanmoins les résultats restent très cohérents.

Ainsi dans tous les cas de migrations importantes (entraînant un coefficient de multiplication ou de dilution élevé) :

- les populations allochtones arrivant sur la plaine ont un nombre d'ovarioles relativement bas par rapport à celui des populations locales ;
- les populations émigrantes quittant la plaine sont celles qui possèdent le plus fort nombre d'ovarioles ; la fraction restante se caractérise par un nombre d'ovarioles plus réduit. Les immigrants ont donc un faible nombre d'ovarioles alors que les émigrants ont un nombre d'ovarioles élevé. La contradiction peut être levée si l'on considère la cause des migrations, différente dans les deux cas. En effet les populations arrivant sur la plaine ont très généralement été chassées par un excès d'humidité dans les régions plus nordiques, alors que les populations quittant la plaine fuient toujours la sécheresse. Les individus à nombre d'ovarioles élevé semblent donc fuir plus facilement la sécheresse alors que ceux possédant un nombre d'ovarioles plus réduit fuiraient préférentiellement l'excès d'humidité. Il s'agirait là d'une possibilité supplémentaire de survie offerte à l'espèce dans la mesure où cette variabilité au niveau de la sensibilité au facteur hydrique n'implique pas un départ massif de l'ensemble de la population mais permet à une fraction d'entre elle de subsister sur place et de pulluler de nouveau si le milieu redevient rapidement propice. On aurait là une explication possible au problème des populations résiduelles.

5. Pourcentage d'imagos verts

Deux types pigmentaires, vert et brun, caractérisent les populations solitaires du criquet migrateur. Au cours de la période étudiée le pourcentage d'imagos à téguments verts sur les stations de Betindria et d'Ananademby varie lentement, chaque reproduction pouvant être caractérisée par une valeur assez stable (tableau 11). La transition entre chaque reproduction est plus ou moins rapide en fonction de la vitesse d'apparition de la reproduction suivante. Elle peut être très brève ; ainsi en 1972 on passe en l'espace d'une semaine de 54,3 % de verts fin mars pour les imagos de la R3, à 9,9 % début avril à la suite des premières émergences massives de la R4. Les principales périodes d'émergences sont ainsi accompagnées d'une modification plus ou moins importante du pourcentage de verts. C'est le cas essentiellement pour les R3, R4, R1 en 1972 et les R3 et R4 sur Betindria en 1973. Pour les autres reproductions les émergences sont trop peu nombreuses pour provoquer des modifications sensibles.

D'une manière générale le pourcentage d'imagos à téguments verts subit une évolution saisonnière et est en étroite corrélation avec la superficie recevant une pluviométrie mensuelle supérieure à 50 mm (figure 27). Il semble que ce phénomène soit l'indice d'importants mouvements de populations ; il montre bien l'insertion de la plaine de Lavanono dans le contexte acridien du Sud-ouest malgache où les populations solitaires du criquet migrateur subissent un brassage permanent.

Les apports d'imagos se caractérisent rarement par un pourcentage de verts différent de celui des populations locales. Dans la plupart des cas la différence est trop faible pour être significative. Cependant là encore il convient de considérer essentiellement les apports les plus importants susceptibles de provoquer des modifications notables de la structure des populations. De ce point de vue on constate que les principaux apports de populations R2 sont accompagnés d'une modification importante du pourcentage de verts, principalement en 1971. Alors que le pourcentage d'imagos verts est inférieur à 10 % en novembre 1971, il passe rapidement début décembre sous l'influence des apports R2 (n° 1) à une valeur voisine de 50 % puis aux alentours de 64 % à la suite de l'apport n° 2. Le même phénomène est décelable à la suite des apports de la R2 en novembre 1972 mais la transition est moins brutale ; en effet l'apport R2 n° 25 est peu important et le pourcentage de verts — déjà relativement élevé au sein des populations locales (36 %) — passe seulement à 46 %.

Tableau 11. Evolution du pourcentage d'imagos à téguments verts sur la station de Betindria.

Reproductions	Pourcentage d'imagos à téguments verts			
	Ensemble de la population	Jeunes mous	Imagos durs	$\chi^2_{0,95}$
R1 bis	9.7	18.2	8.8	—
R2	63.5	—	63.5	+
R3	54.3	31.4	54.9	+
R4	9.9	4.2	11.0	+
R1	26.6	41.2	25.1	—
R1 bis	30.9	45.3	28.6	+
R2	45.9	—	46.0	+
R3	57.5	50.8	57.9	—
R4 ₁	47.3	44.3	48.0	—
R4 _R	27.1	8.7	27.6	+
R1	10.5	16.0	8.8	—

N.B. : Le χ^2 correspond à la comparaison entre le pourcentage de verts chez les jeunes à téguments mous et celui chez les imagos à téguments durs. Pour les R2, du fait de l'absence presque totale de jeunes, le χ^2 est effectué par rapport à la reproduction précédente.

Les autres apports d'imagos n'ont pas d'influence individuelle notable. Cependant il semble bien que leur répétition entraîne à la longue une modification de la structure pigmentaire de la population. C'est ainsi que l'on observe des différences nettes entre le pourcentage de verts au sein des populations indubitablement autochtones (jeunes à téguments mous) et le pourcentage de verts du reste de la population (individus à téguments durs) (tableau 11). La pigmentation chez l'adulte étant relativement stable, ces différences doivent être dues aux influences cumulées des différents apports de populations allochtones.

V – RESULTATS DES EXPERIENCES DE MARQUAGES-RECAPTURES

A l'examen des hypothèses de base, dont la vérification est nécessaire pour l'application des méthodes de marquages-recaptures, fera suite l'exposé et la critique des résultats. Nous verrons dans quelle mesure il est possible d'en tirer des informations sur les déplacements des populations solitaires.

1. Examen préliminaire de quelques hypothèses de base

Nous avons vu, lors de l'exposé des méthodes, que la réalisation pratique des marquages permet de s'assurer des hypothèses 1, 3 et 5 concernant la qualité de la marque, la rapidité de l'échantillonnage et la distribution des animaux marqués au sein de la population. Qu'en est-il des autres conditions et en particulier mâles et femelles peuvent-ils être traités simultanément ? Chez certaines espèces en effet les probabilités de recaptures sont notablement différentes (e.g. MUIR, 1958).

Il ne semble pas, tout d'abord, que le marquage ait une influence notable sur la mortalité. Les individus marqués semblent bien survivre pour autant qu'on puisse en juger d'après la distribution des recaptures. Aucun test de validité n'a été réalisé, cependant la comparaison (chapitre 6) de l'âge moyen des recaptures ($\bar{X}$) avec d'autres estimations de la durée de vie moyenne des individus montre une bonne concordance entre les deux séries de valeurs (condition n° 4).

Les hypothèses 2 et 6 ont quant à elles été vérifiées à partir des résultats expérimentaux. Les individus relâchés ont été classés en fonction du sexe (tableau 12) ou du nombre de recaptures successives (tableau 13) et les fréquences de recaptures observées ont été comparées aux fréquences théoriques. Dans les deux cas les différences ne sont nullement significatives : ni le sexe, ni les recaptures successives n'influent sur la probabilité de capture.

Tableau 12 — Influence du sexe sur le pourcentage de recaptures.

Sexe	Nombre d'imagos relâchés	Nombre d'imagos recapturés	
		Valeur observée	Valeur théorique
Mâles	1232	263	274
Femelles	675	162	151
Total	1907	425	425

$$\chi^2_c = 1.86, \text{ non significatif au seuil de } 0.95.$$

Tableau 13 — Influence des captures successives sur les chances de recapture.

Nombre de captures successives	Nombre d'imagos relâchés	Nombre d'imagos recapturés	
		Valeur observée	Valeur théorique
1	1495	340	333,2
2	366	71	74,9
3	66	13	14,7
4	9	1	2,0
5	1	0	0,2
Total	1907	425	425

$$\chi^2_c = 1.15, \text{ test non significatif au seuil de } 0.95.$$

2. Résultats

Trois expériences de marquages-recaptures de diverses durées ont été réalisées. La première sur la station de Betindria du 8 décembre 1971 au 7 janvier 1972, les seconde et troisième sur la station d'Ananademby respectivement du 20 janvier au 29 juin 1972 et du 4 octobre 1972 au 24 août 1973. Soit un total de 124 séances de captures-recaptures qui devaient nous permettre de suivre avec précision, au sein des populations solitaires étudiées, les fluctuations de l'effectif (N_j), du taux de survie (ϕ_j) et du nombre d'immigrants (B_j).

Pour chacune des trois expériences les données ont été analysées par les modèles de LINCOLN-BAILEY, FISHER-FORD et JOLLY et les résultats comparés aux estimations de la densité imaginale à l'hectare. A chaque date d'échantillonnage on a calculé les estimations de l'effectif global de la population selon les trois méthodes mentionnées et, par ailleurs, pour la méthode de JOLLY uniquement, les estimations du taux de survie et de l'effectif d'immigrants (*). Les résultats ainsi obtenus ont été confrontés aux travaux de DEBOUZIE (1975) qui a pu tout récemment, par simulation sur ordinateur, mettre en évidence les limites pratiques d'application des trois modèles testés. Cet auteur a en particulier étudié le biais et la précision des estimateurs de LINCOLN-BAILEY, FISHER-FORD et JOLLY en fonction de l'intensité de l'échantillonnage, de la taille de la population et de son caractère ouvert ou fermé. DEBOUZIE montre ainsi que parmi les trois modèles testés, dans le cas d'une population à paramètres variables, seuls les estimateurs de JOLLY présentent un biais faible. Lorsque l'intensité de l'échantillonnage augmente, les valeurs des trois estimateurs (N_j , ϕ_j et B_j) convergent vers la valeur vraie et leur précision augmente. Un pourcentage d'échantillonnage minimum est cependant nécessaire pour obtenir des estimations satisfaisantes. Nous verrons que dans le cas présent cette condition n'a pu être remplie.

Nous choisirons à titre d'exemple les résultats obtenus au cours de la saison 1972/73 sur la station d'Ananademby. Cette expérience comporte 88 échantillonnages successifs. Les figures 28 et 29 fournissent une comparaison de la densité imaginale à l'hectare et des trois séries d'estimations de N_j . Globalement on constate que les estimateurs de JOLLY, FISHER-FORD et LINCOLN-BAILEY sont du même ordre de grandeur et qu'il est possible de suivre grossièrement l'évolution du niveau moyen de la population et de noter des variations d'effectifs correspondant à la succession des reproductions. On trouve ainsi :

(*) Nous remercions très vivement Monsieur DEBOUZIE, du Laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard à Lyon, qui a bien voulu se charger du calcul des estimateurs et de leurs variances et nous faire bénéficier de résultats originaux non encore publiés.

- N = 50 en octobre et début novembre 1972, pour la R1 bis.
- N = 500 à la fin du mois de novembre à la suite des apports R2. On note ensuite une décroissance de l'effectif jusqu'aux environs de 200 fin décembre.
- N = 500 début janvier 1973 avec les émergences et les apports R3. L'effectif décroît par la suite plus ou moins régulièrement jusqu'à la fin du mois de mai pour atteindre seulement une cinquantaine d'adultes.
- N = 300 fin juin à la suite des émergences de la R1.

Dans le détail cependant les résultats sont ininterprétables et il n'est pas possible de se livrer à une analyse aussi précise que celle réalisée à partir des dénombrements de populations et des valeurs de la densité à l'hectare. En effet :

- malgré le caractère ouvert de la population le modèle de LINCOLN-BAILEY reflète globalement les variations de la densité (l'estimation obtenue correspond à la taille de la population au premier temps dans le cas de pertes ou au second dans le cas de gains).
- le modèle de JOLLY se caractérise par des estimations isolées très supérieures aux autres (temps 18, 21, 24, 26, 41, 43, 52 et 61).
- le modèle de FISHER-FORD fournit des estimations en général «correctes» sauf pendant certaines périodes de l'expérience pour lesquelles elles sont très supérieures aux autres (temps 16 à 27 puis 50 à 52).
- dans l'ensemble aucun des trois modèles testés ne fournit sur la totalité de l'expérience des estimations concordantes entre elles ou avec celles obtenues à partir des comptages à vue (densité à l'hectare).

Le taux de survie calculé selon le modèle de JOLLY est comparé aux estimations du modèle de FISHER-FORD. Pour ce dernier le taux de survie est supposé constant pendant certaines périodes dont le découpage a été réalisé en fonction de considérations écologiques (émergences et migrations) (figure 30). L'aspect en dents de scie du graphique (surestimation suivie d'une sous-estimation et vice versa) suggère que les estimations ponctuelles du modèle de JOLLY ne sont pas significatives, confirmant les résultats de la simulation. Les estimations d'un taux de survie moyen pendant une période donnée (FISHER-FORD) présentent une variabilité assez marquée (0.850 à 0.925) mais il n'est guère possible d'en fournir une interprétation écologique.

Les estimations quotidiennes des gains peuvent être calculées à partir des modèles de FISHER-FORD et de JOLLY (figure 31). On note des gains importants aux temps 15-17, 25-26, 36-37, 31, 50-51. En fait, si l'on compare ces résultats aux périodes de gains mises en évidence par les dénombrements de populations on constate l'insuffisance et l'imprécision des méthodes de marquages-recaptures (tableau 14).

Les travaux de simulation de DEBOUZIE (1975) rendent inutile le calcul des variances des trois paramètres selon le modèle de JOLLY. **Etant donné la valeur de l'intensité d'échantillonnage (de l'ordre de 11 % en moyenne) la précision des estimateurs est supérieure à 100 %** (intervalle de confiance à 95 % plus grand que $(0,2X)$ si X représente un paramètre). Les calculs des variances ont néanmoins été réalisés à titre de contrôle et confirment les conclusions des travaux de simulation.

Les résultats des deux autres expériences réalisées — avec des effectifs plus nombreux pouvant atteindre 40.000 individus — s'avèrent tout aussi décevants ; la précision des estimateurs est également le plus souvent supérieure à 100 %. Or il est impossible d'augmenter l'intensité d'échantillonnage pour atteindre celle qui permettrait d'obtenir des résultats quantitativement utilisables. Alors que dans le cas d'une population à paramètres variables le modèle de JOLLY est le seul à posséder des estimateurs peu biaisés, sa précision est décevante. Pour le criquet migrateur malgache il est en pratique impossible d'obtenir une précision de 50 % ; celle-ci est le plus souvent supérieure à 100 %. L'estimateur de JOLLY ne possède finalement aucun avantage pratique réel par rapport à celui de LINCOLN, surtout dans le cas des populations de taille réduite. Cette conclusion peut paraître à priori surprenante. Ainsi que le remarque DEBOUZIE (l.c.)

Figure 28. Effectif de la population de *Locusta* sur la station d'Ananademby — Comparaison des modèles de JOLLY, FISHER-FORD et LINCOLN (octobre 1972 — février 1973).

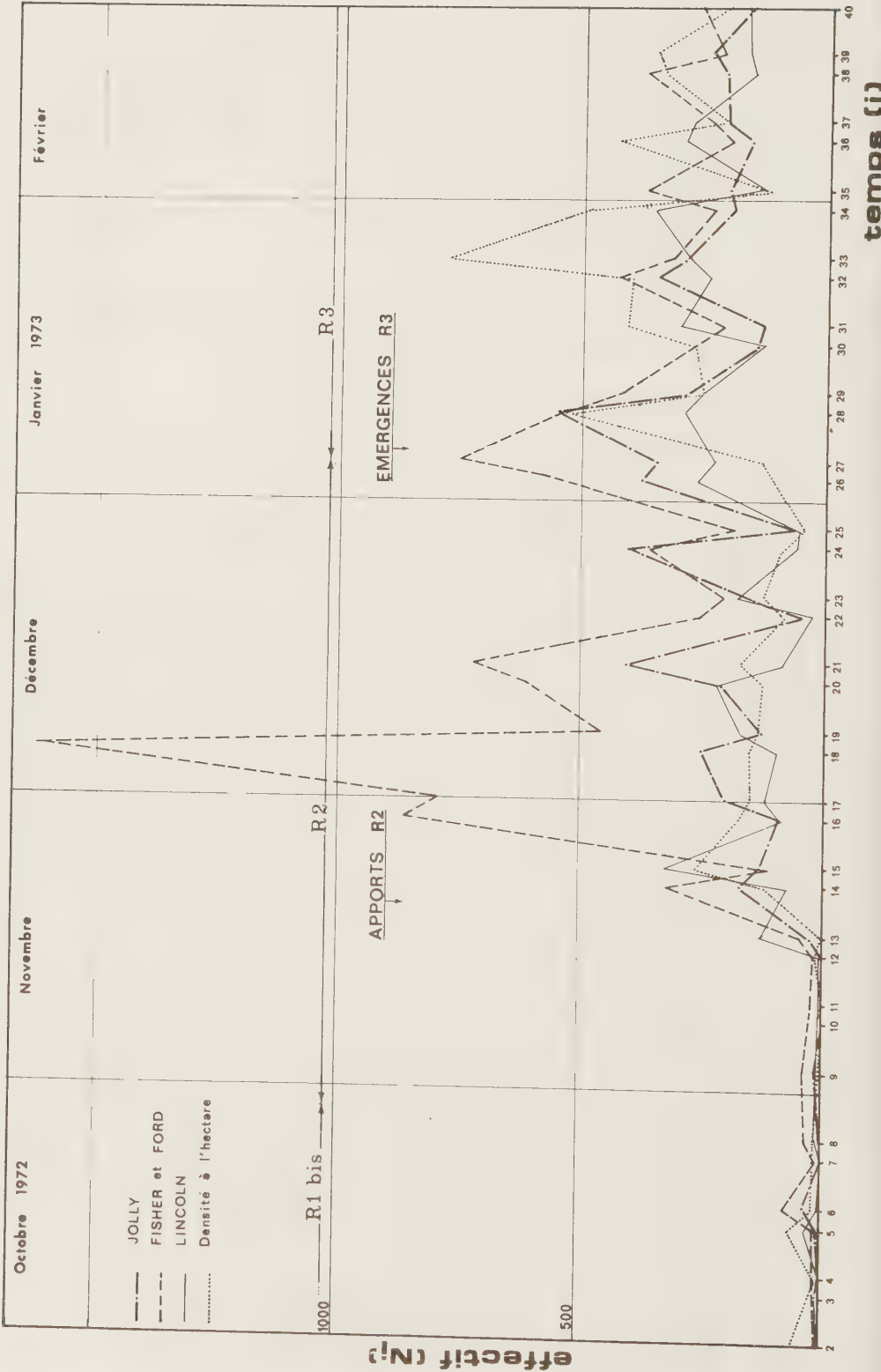
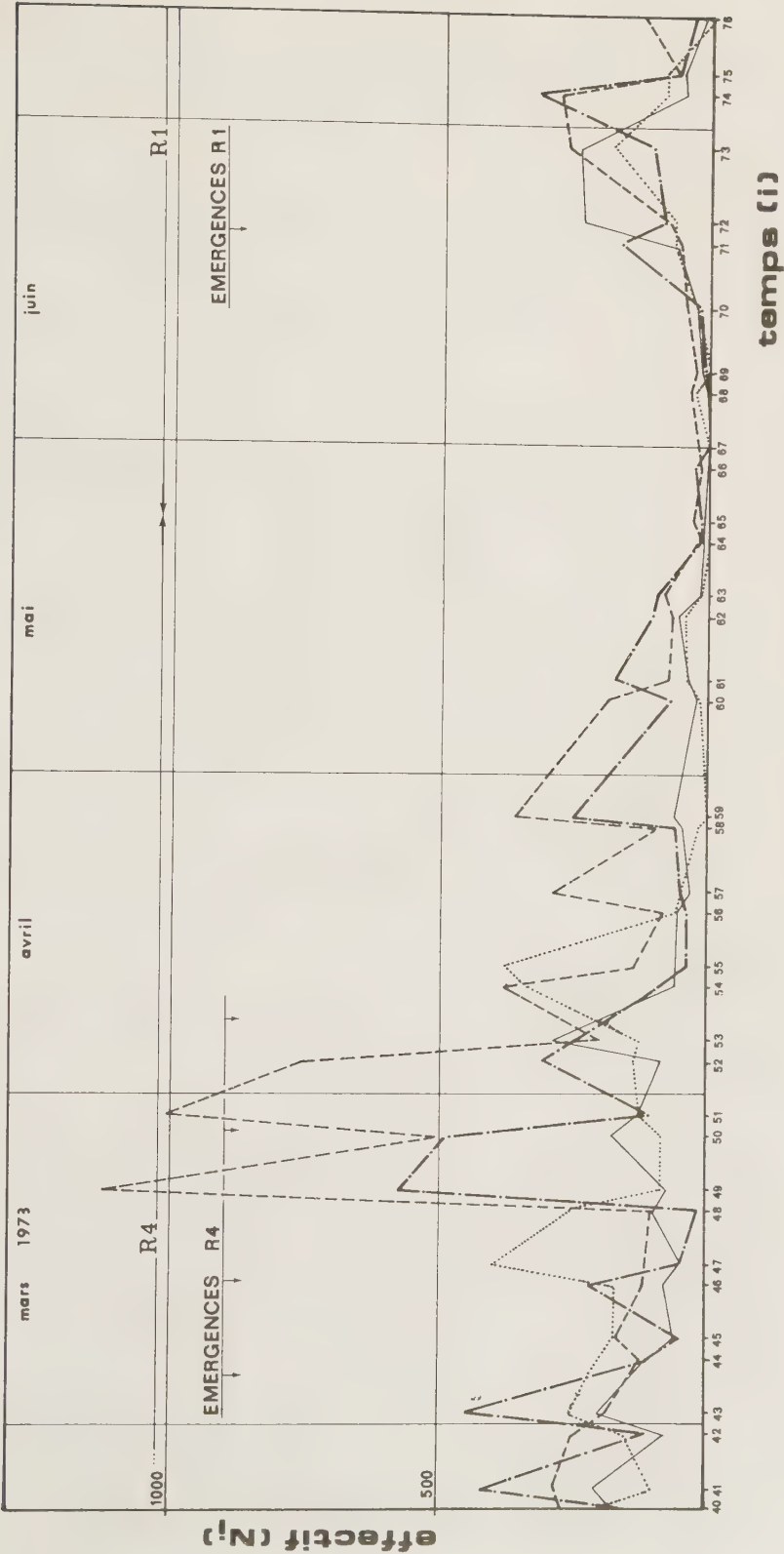


Figure 29. Effectif de la population de *Locusta* sur la station d'Ananademby — Comparaison des modèles de JOLLY, FISHER-FORD et LINCOLN (février à juillet 1973).



elle est à rapprocher du résultat général suivant : «un modèle qui gagne en universalité perd le plus souvent en précision».

Tableau 14 — Comparaison des périodes de gains mises en évidence par différentes méthodes.

Marquages-recaptures	Dénombrements de populations					
Périodes de gains	Périodes de gains par :					
i	Apports allochtones			Émergences		
	i	d	n°	i	d	R
15 à 17	13 à 15	26	25	15 à 17	0.4	R2 R3 R4
25 à 26	18 à 19	?	26	19 à 21	0.8	
31	25 à 28	41	28	25 à 32	8.8	
36 à 37	29 à 32	18	29	41 à 55	3.5	
50 à 51	32 à 33	38	30			
	35 à 36	31	31			
	37 à 39	17	32			
	41 à 42	15	33b			
	45 à 47	25	35			
	50 à 51	7	36a			
	53 à 55	25	37			
	59 à 61	4	38			

- i dates d'échantillonnages
- d densité des apports ou des émergences
- n° numéros des apports mis en évidences par les méthodes de dénombrement
- R nomenclature des reproductions

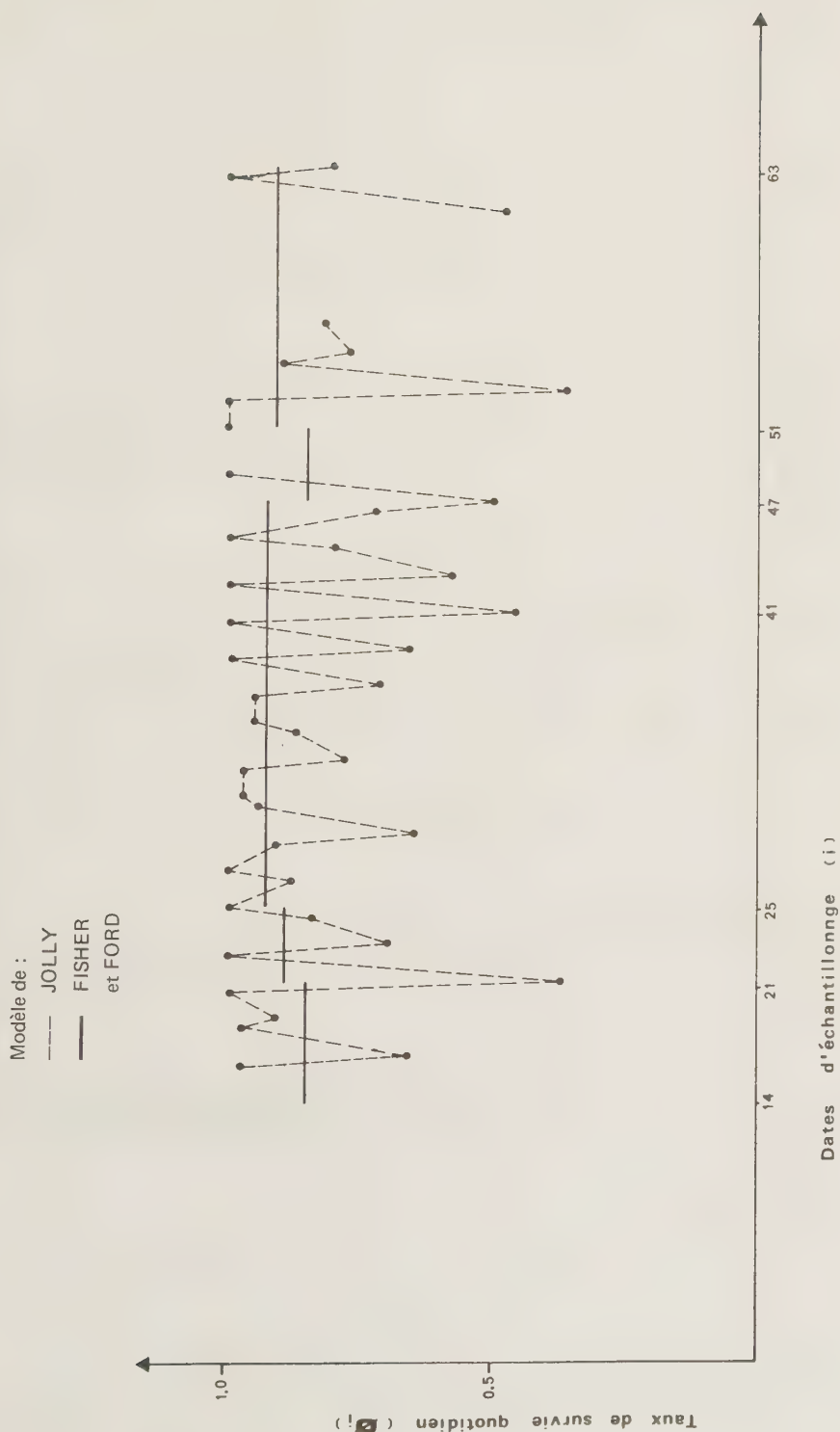
CONCLUSIONS

Deux types de conclusions sont à dégager de cette étude des déplacements des populations solitaires du criquet migrateur malgache : les unes sont d'ordre méthodologique, les autres d'ordre biologique.

Au point de vue méthodologique il apparaît clairement que les méthodes de marquages-recaptures, du fait essentiellement de leurs exigences au point de vue pourcentage d'échantillonnage, ne sont pas adaptées à l'étude des populations acridiennes. Les méthodes de comptages à vue fournissent, pour un investissement en temps, matériel et personnel beaucoup moindre, des estimations tout aussi valables de l'effectif. Ces méthodes de comptages, si décriées, apparaissent — surtout depuis les travaux de LAUNOIS (1972a) — comme un outil de choix. Appliquées dans le cadre d'un plan d'échantillonnage rigoureux et conjointement à des dénombrements, elles permettent des études précises de dynamique des populations. Nous pensons en avoir fourni ici un exemple. Nous verrons au chapitre 6 que ces méthodes ouvrent la voie à l'utilisation des techniques démographiques pour l'étude des populations acridiennes.

La constitution de bilans de populations représente la première étape d'une analyse objective des déplacements de solitaires en permettant une classification rationnelle des diverses périodes d'apports de populations, d'émergences et de pertes. Cette méthode est complétée utilement par l'étude des courbes de structure d'âge des populations femelles permettant une analyse plus fine des phénomènes de déplacements.

Figure 30. Variations du taux de survie quotidien (Ananademby, octobre 1972 à juillet 1973).



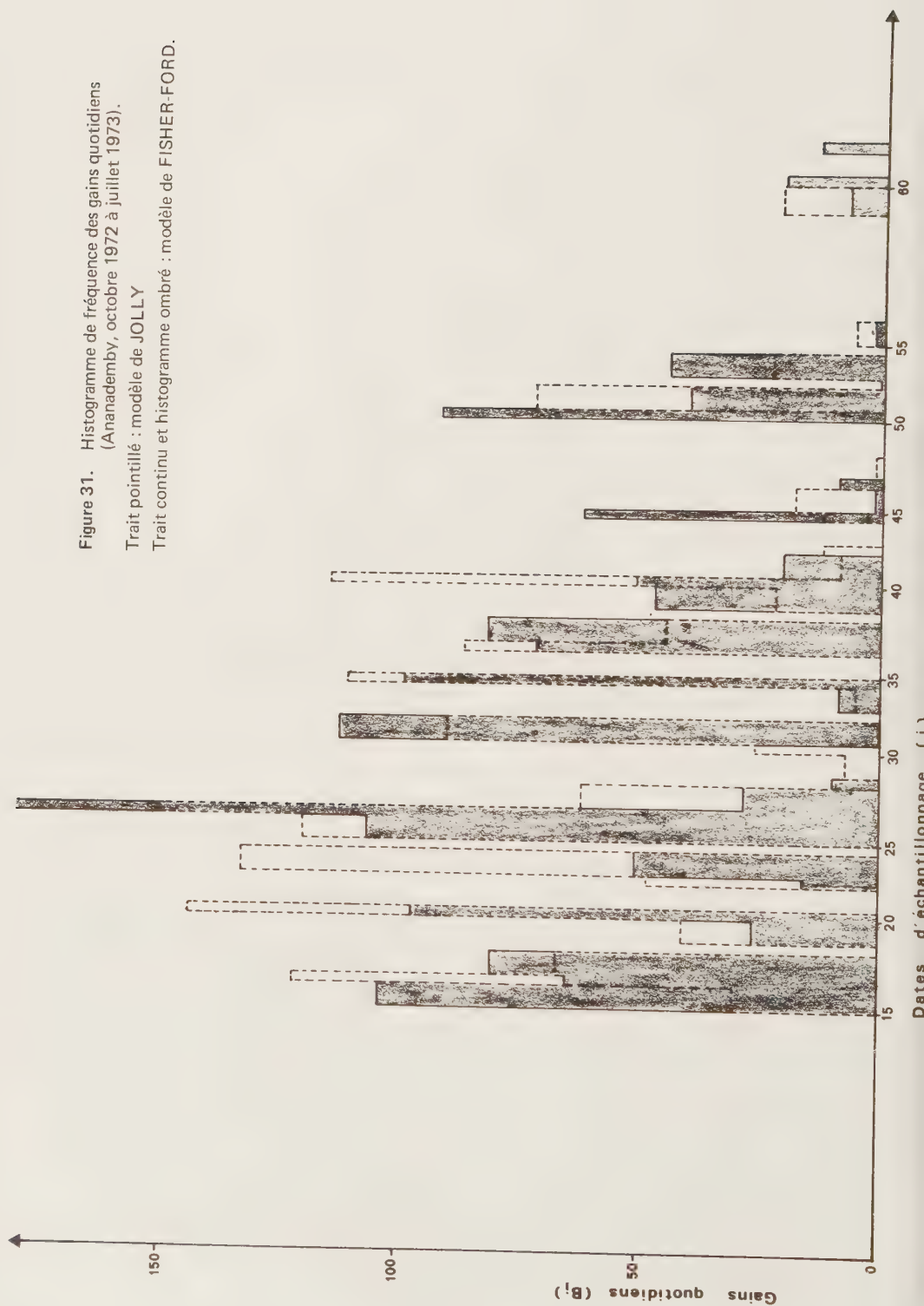


Figure 31. Histogramme de fréquence des gains quotidiens
(Ananademy, octobre 1972 à juillet 1973).
Trait pointillé : modèle de JOLLY
Trait continu et histogramme ombré : modèle de FISHER-FORD.

La validité des résultats ainsi obtenus est grandement accrue par la comparaison du fil des événements sur les deux stations étudiées. Le plan d'échantillonnage revêt alors un caractère fondamental en permettant non seulement de distinguer la nature intra ou inter-stationnelle des déplacements mais encore de s'assurer de la fiabilité des résultats. Ainsi que le remarque SOUTHWOOD (1968) il est raisonnable de dire, même si une évaluation mathématique de la précision des mesures est impossible, que lorsqu'il y a accord entre plusieurs estimations faites simultanément ou successivement cela augmente fortement la probabilité pour que cette estimation soit proche de la valeur réelle. L'un des points essentiels à retenir de notre étude est en effet l'existence d'une cohérence générale des données obtenues sur l'une et l'autre des deux stations par application des méthodes de dénombrements. Ce fait confère aux variations de densité (même très faibles) un caractère significatif d'autant plus justifié qu'il est possible d'en fournir une interprétation logique en fonction de l'évolution pluviométrique. La sédentarisation des individus paraît en particulier dépendre de près de ce facteur ; nous étudierons ce point en détail au chapitre suivant.

Le problème de la mortalité peut, dans de nombreux cas, être résolu empiriquement. La comparaison entre l'évolution des populations, la décroissance plus ou moins rapide de la densité, la nature mésotrophe ou xérotrophe du milieu, permet fréquemment de faire pencher la balance en faveur de l'hypothèse de départs de population ou d'une mortalité sur place.

Au point de vue biologique, **les populations solitaires du criquet migrateur malgache sur la plaine de Lavanono se caractérisent par leur mobilité.** Nous apportons la démonstration des hypothèses de TETEFORT qui soulignaient l'importance de l'immigration en R2 et de l'émigration en R4 ; cependant le cadre trop rigide du schéma fourni par cet auteur est dépassé. En effet, **le cycle annuel du criquet migrateur comporte une succession ininterrompue d'apports et de départs d'individus solitaires.** On est là en présence d'un système de déplacements permanents où aux populations locales viennent se superposer, à toute époque de l'année, des apports d'individus allochtones. Ces populations se mélangent sur les stations côtières aux populations autochtones et, en fonction des conditions écologiques rencontrées, se sédentarisent et pondent sur place, ou bien reprennent leur envol à la recherche d'un milieu plus propice.

L'ampleur des déplacements et leur importance numérique est plus forte en saison chaude, reflétant en cela le niveau général plus élevé des populations et l'existence de situations météorologiques plus favorables à cette époque de l'année (cf. chapitre 5). Les apports de la première reproduction des pluies (R2) en début de saison chaude jouent un rôle capital en marquant chaque année le début de la nouvelle saison acridienne et en synchronisant les événements biologiques grâce aux premières fortes pluies qui les accompagnent. Les départs de populations R4 sont également abondants à la fin de la saison chaude. Leur importance provient uniquement de la coïncidence, valable en moyenne, entre la date d'apparition des imagos de cette reproduction et le retrait de la pluviométrie vers le nord. Si la sécheresse s'installe précocement, en pleine saison chaude, des départs s'ensuivent immédiatement. Ceux-ci sont d'ailleurs fréquents tout au long de l'année mais une population résiduelle demeure toujours sur place, reflétant en cela très probablement un important polymorphisme de l'espèce et sa possibilité d'adaptation à des conditions écologiques très diverses. Ce phénomène se marque en particulier au niveau de la structure des populations migrantes qui se distinguent fréquemment des populations locales (ou résiduelles) par un nombre d'ovarioles différent.

Les femelles possèdent vraisemblablement une aptitude au vol supérieure à celle des mâles et les populations arrivant sur la plaine côtière présentent fréquemment une sex-ratio inférieure à celle des populations autochtones.

Les variations du pourcentage d'individus à téguments verts reflètent l'évolution générale (et non pas locale) de la pluviométrie, marquant ainsi l'insertion de la plaine de Lavanono dans le contexte acridien du Sud-Ouest malgache et visualisant le brassage de populations qui s'effectuent au sein de cette région.

La composition par classes d'âges de chaque population migrante est relativement variable. Elle dépend probablement pour l'essentiel de l'âge atteint par les populations migrantes sur leur aire de départ au moment de l'incitation à l'envol. L'aptitude au vol particulière à chaque classe d'âge n'intervient qu'en second lieu. Il est évidemment difficile d'apprécier ce dernier critère dans la nature, cependant alors que les auteurs antérieurs mettaient l'accent sur les déplacements de femelles à téguments durs en cours de maturation sexuelle, il ne semble pas que celles-ci aient l'exclusivité des déplacements. Des femelles unipares et bipares entrent en effet pour une large part dans la composition des populations en déplacement. La proportion plus réduite de femelles bipares est certainement à mettre en relation avec le fait que peu de femelles déposent deux pontes ou plus dans la nature (cf. chapitre 6). Par ailleurs le vol de migration en cours de maturation sexuelle n'est nullement une obligation. A partir de l'instant où l'aptitude au vol est acquise, un éventuel départ dépend avant tout des conditions du milieu. Si celles-ci sont propices les femelles peuvent effectuer leur mue imaginale et pondre sur une même station.

Les précipitations paraissent jouer un rôle particulièrement important dans le déterminisme de ce système de déplacements. L'alternance des apports et des départs semble le reflet de la succession des périodes sèches et pluvieuses. Plus généralement on peut se demander dans quelles conditions et sous quelles influences s'effectuent ces mouvements de populations solitaires ? Quelle est leur origine et pourquoi se déplacent-elles ? Autant de questions auxquelles nous allons maintenant nous efforcer de répondre.

CHAPITRE 3

DETERMINISME DE L'ENVOL CHEZ LES SOLITAIRES

INTRODUCTION

Pourquoi les adultes solitaires du Criquet migrateur malgache effectuent-ils sur de grandes distances des déplacements par vol ? La théorie de l'optimum écologique émise récemment par LAUNOIS (1974a) montre que les pluies doivent jouer un rôle capital dans le déterminisme du déplacement. Avant d'exposer nos recherches en ce domaine il convient de rappeler brièvement cette théorie qui va nous permettre de faire le point des dernières connaissances acquises sur les déplacements par vol des solitaires et d'intégrer dans un cadre plus général nos études ponctuelles sur la plaine de Lavanono. Ces dernières portent essentiellement, d'une part, sur l'analyse du comportement des adultes par étude de la sédentarisation et des envols d'évitement considérés comme un critère de l'excitabilité de l'insecte, et d'autre part sur l'analyse de l'activité locomotrice en actographe. Il s'agit là d'autant de moyens destinés à tester les réactions des adultes vis à vis des modifications de leur environnement.

A — L'OPTIMUM ECOLOGIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR MALGACHE

Etudiant les caractères de dépendance du Criquet migrateur malgache vis à vis de son milieu, LAUNOIS (1974a) a montré que deux facteurs écologiques essentiels pouvaient limiter l'expansion de l'espèce : le facteur héliothermique et le facteur sécheresse, éléments fondamentaux des contrastes saisonniers.

L'optimum thermique de développement et de croissance du criquet migrateur correspond à un intervalle de températures moyennes, mesurées sous abri, à l'intérieur duquel l'acridien a le maximum de chances de satisfaire toutes les formes de son activité et de sa reproduction en fonction de l'amplitude des conditions thermiques journalières et des autres facteurs de l'environnement. Il est réalisé à partir de 25°C de température moyenne. La limite supérieure n'intervient pas dans les conditions naturelles de l'Ile.

L'optimum pluviométrique se situe très généralement entre 50 et 100 mm d'eau par mois. C'est à dire, ainsi que nous l'avons déjà signalé, que le criquet migrateur est un acridien typiquement méso-hygrophile par rapport à l'ensemble des milieux représentés dans son aire d'habitat.

Pendant toute la saison chaude l'optimum thermique est presque toujours réalisé. Le facteur hydrique devient alors le facteur écologique le plus important. L'évolution spatio-temporelle de la zone pluviométriquement favorable (intervalle entre les isohyètes mensuels 50 et 100 mm) permet alors de rendre compte des modifications de la situation acridienne et en particulier de suivre les déplacements des aîlés solitaires. On note en effet une coïncidence entre la localisation des densités maximales d'imagos et la situation de la bande pluviométrique 50-100 mm, c'est à dire celle où l'insecte a la plus forte probabilité de rencontrer des conditions microclimatiques adéquates. D'après LAUNOIS il semble que les populations imaginales du criquet migrateur soient capables par vol de se regrouper au niveau de telles régions où l'optimum écologique de l'espèce se trouve réalisé. Celles-ci constituent alors des zones d'accumulation d'insectes (= aires de densation) où le maintien d'une pluviométrie optimale pendant deux mois consécutifs est accompagné d'une forte probabilité d'apparition de bandes larvaires grégaires. Des essais primitifs apparaissent après trois mois de réalisation de l'optimum écologique sur l'une de ces mêmes régions.

B — ACTION DES PLUIES SUR LE COMPORTEMENT

I — METHODOLOGIE

Dans un premier temps nous avons testé la théorie de l'optimum écologique au niveau local en essayant de comprendre comment elle pouvait rendre compte de l'évolution acridienne et plus spécialement des phénomènes de déplacements dans leur ensemble. A cette fin, nous avons comparé mensuellement d'une part la position de la plaine de Lavanono par rapport à la localisation géographique des isohyètes 50 et 100 mm, d'autre part le bilan mensuel sur Betindria des gains et des pertes, résultant d'apports ou de départs, et calculé d'après le tableau 5 du chapitre précédent.

L'influence du facteur pluviométrique sur le comportement des populations a ensuite été précisée et quantifiée. A cette fin, pour tous les apports enregistrés sur Betindria et Anademby, nous avons analysé le devenir de la population. L'apparition, quelques jours après la date d'arrivée des individus allochtones d'un stade phénologique précis, du stade phénologique suivant permet de conclure que la population s'est **sédentarisée**. Au contraire, un apport suivi d'une baisse rapide de densité sans apparition de la classe d'âge suivante permet de conclure à un départ de la population allochtone sous l'influence d'un milieu défavorable : nous parlerons alors de **transit**. Cette analyse a été réalisée uniquement sur les populations femelles où il est possible de distinguer parmi les imagos 5 classes d'âges contre 2 seulement chez les mâles. Par ailleurs elle ne peut évidemment reposer que sur des populations allochtones constituées en majorité de femelles nullipares ou unipares (ce qui est le cas le plus fréquent) pour lesquelles il est possible de juger de la sédentarisation par l'apparition ou la non apparition, à la suite des arrivées, des femelles unipares ou bipares. Très peu de femelles déposent plus de deux pontes dans la nature, la probabilité d'apparition de femelles tripares après une arrivée de femelles bipares est très faible et il est difficile de juger de la sédentarisation ou du transit d'une telle population.

Le comportement des populations allochtones femelles sur les deux stations a ainsi été défini en termes de transit ou de sédentarisation. Cette analyse permet donc de traduire en langage éthologique — d'impact sur le comportement des individus — la valeur écologique du biotope. Il est alors possible de rechercher à quoi tient cette valeur, cette qualité particulière, en comparant les périodes de sédentarisation et de transit aux fluctuations des principaux facteurs de l'environnement et en particulier à la pluviométrie, puisque c'est elle qui semble jouer le rôle principal. Nous avons en particulier noté l'intervalle de temps séparant la date d'apparition d'une population allochtone et la date de la dernière pluie supérieure à un seuil donné (2, 5 et 10 mm). Le comportement de 62 populations allochtones, parmi les mieux caractérisées, a ainsi été étudié en relation avec l'environnement des imagos.

II — RESULTATS

Sur l'ensemble des deux stations étudiées 13 mois sur 18 présentent un bilan des déplacements négatif. Les apports ne l'emportent sur les pertes que durant 5 mois : décembre 1971, février, mai et novembre 1972, janvier 1973. Or il s'agit des seuls mois où le bilan des précipitations sur Lavanono a été égal à l'optimum du criquet migrateur. Les figures 32 et 33 montrent pour les mois en question l'insertion de la plaine côtière à l'intérieur de la zone pluviométriquement favorable : celle où les précipitations sont comprises entre 50 et 100 mm. Pour tous les autres mois cette zone écologique propice s'éloigne plus ou moins de la plaine côtière. Sur Lavanono la pluviométrie est alors inférieure à 50 mm ; le milieu est trop sec et les stations se dépeuplent. L'évolution de la densité imaginale sur Betindria permet de visualiser ce phénomène en tenant compte du fait qu'un certain nombre d'augmentations de densité sont d'origine autochtone (en particulier pour la R4 en 1972 où les émergences sont très nombreuses).

Si l'on considère l'ensemble de la plaine de Lavanono on constate que l'évolution

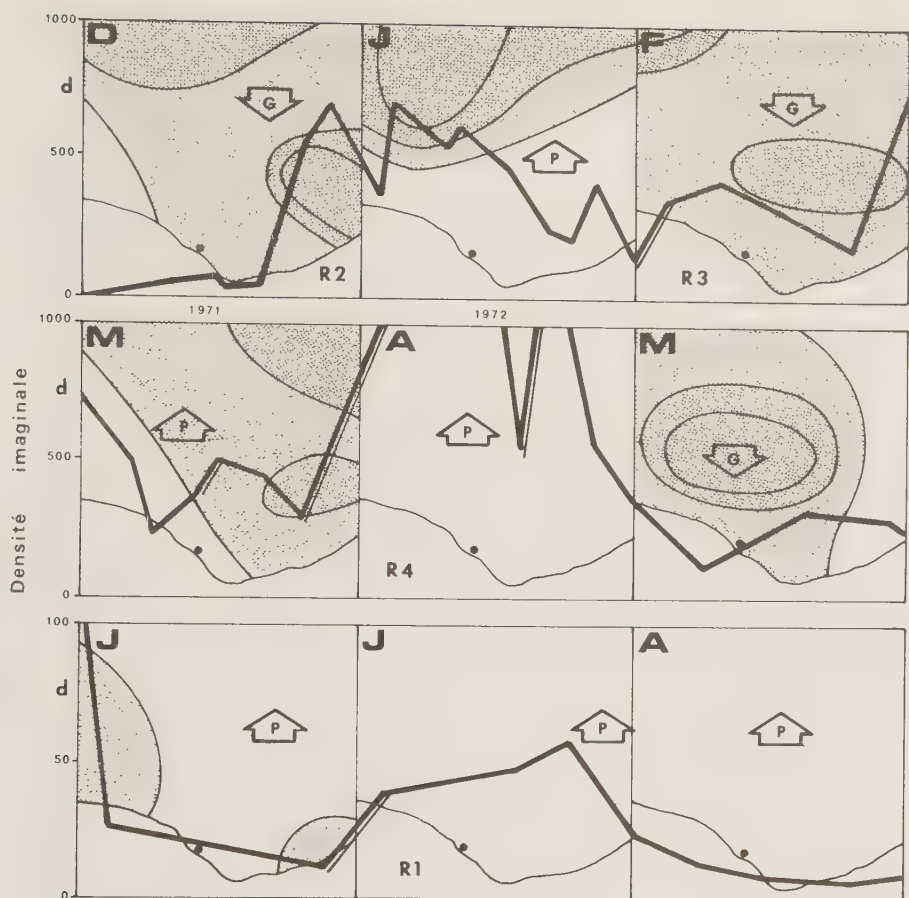


Figure 32. Interprétation écologique de l'évolution acridienne sur la plaine de Lavanono de décembre 1971 à avril 1972.

Pluviométrie mensuelle

< 50 mm

50 à 100 mm

> 100 mm



Optimum pluviométrique

Evolution moyenne mensuelle de la population imaginale de *Locusta* :

G gains (par apports d'imagos)

P pertes (par départs et mortalité)

d densité imaginale sur Betindria et périodes d'émergences (—)

Le point indique la position de Betindria.

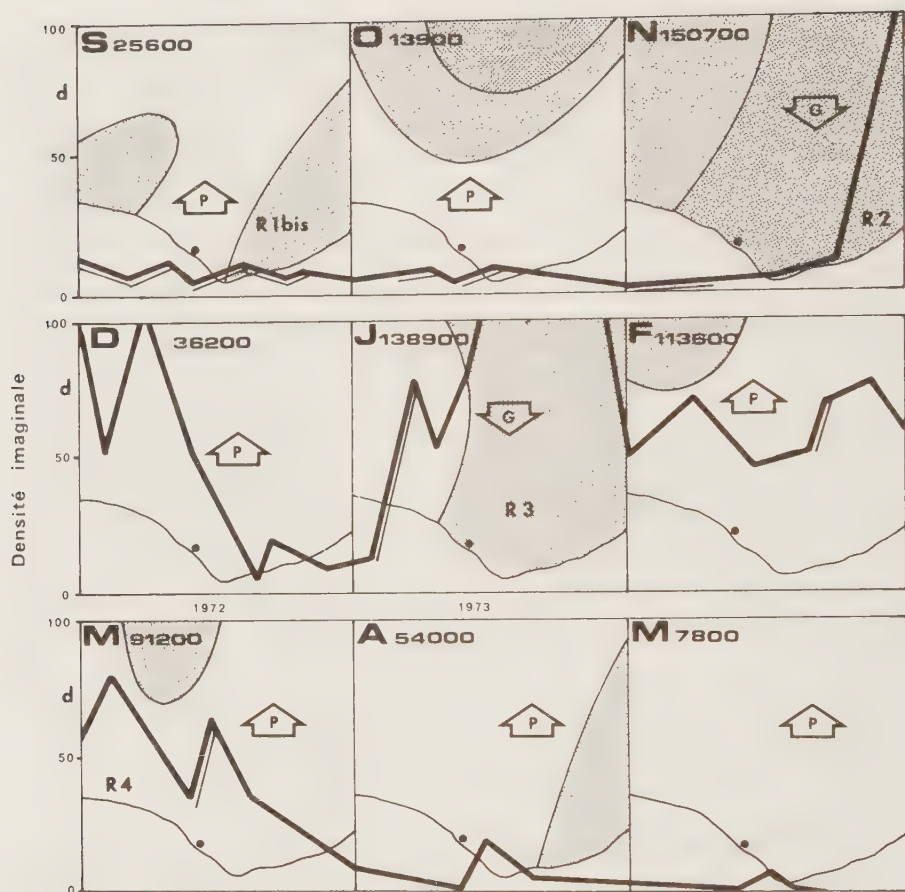


Figure 33. Interprétation écologique de l'évolution acridienne sur la plaine de Lavanono de septembre 1972 à mai 1973.

Pluviométrie mensuelle

< 50 mm

50 à 100 mm

> 100 mm



Optimum pluviométrique

Evolution moyenne mensuelle de la population imaginaire de *Locusta* :

G gains (par apports d'imagos)

P pertes (par départs et mortalité)

7800 effectif de la population de *Locusta* sur l'ensemble de la plaine côtière de Lavanono.

d densité imaginaire sur Betindria et périodes d'émergences (—)

Le point indique la position de Betindria.

acridienne est identique à celle observée sur Betindria. Pour la saison 1972/73 l'effectif global des populations de *Locusta* sur l'ensemble de la plaine côtière a été calculé mensuellement à partir des valeurs moyennes de la densité imaginaire et de la connaissance des surfaces colonisables par le criquet migrateur. Les densités imaginaires ont été mesurées régulièrement, tous les 15 jours, sur l'ensemble des 30 stations réparties le long des 25 kilomètres de plaine. Les surfaces colonisables par *Locusta* ont été calculées par planimétrie grâce à une cartographie précise au 1/10000ème des différents groupements végétaux établie à partir de prospections et de photographies aériennes (ex. fig. 10 et 11). Du fait de la forte sécheresse de la saison 1972/73 nous avons vu que les populations autochtones sont très rares. Les fluctuations d'effectif reflètent donc essentiellement les phénomènes de déplacements et coïncident bien avec l'éloignement plus ou moins grand de la plaine par rapport à la position de l'optimum pluviométrique (figure 33).

La coïncidence entre bilan pluviométrique et bilan des déplacements permet d'attribuer un rôle essentiel aux précipitations dans le déterminisme des départs. L'analyse de l'évolution acridienne et des structures d'âges des populations femelles nous avaient déjà laissé pressentir l'influence des pluies. Il est maintenant possible de préciser leurs modalités d'action par l'étude du comportement des populations allochtones femelles sur les stations.

Sur 62 populations allochtones étudiées on enregistre 22 cas de sédentarisation dont 8 sont seulement probables (l'incertitude provient d'une évolution locale complexe rendant délicate la séparation des populations autochtones et allochtones ainsi que l'analyse du devenir de ces dernières). Pour les 40 cas restants les populations transitent seulement sur la station (figure 34). L'analyse des conditions pluviométriques montre que le seuil de 5 jours après une pluie supérieure à 5 mm apparaît comme une limite au delà de laquelle les populations allochtones ne se sédentarisent plus. Cette limite paraît surtout valable en saison chaude et semble pouvoir être repoussée en saison fraîche. Ainsi sur Ananademy en août 1972 la population n° 17 arrivée 9 jours après une pluie de 14,2 mm se sédentarise malgré tout (cf. tableau 6b). Trois cas de populations allochtones constituées de femelles bipares ont été considérés comme transits mais nous avons déjà signalé les difficultés d'étude du comportement de telles populations. Par ailleurs quatre cas de sédentarisation sont enregistrés après une pluie comprise entre 2 et 5 mm. L'influence des pluies paraît plus sensible après une longue période sèche. Ainsi en 1973 pendant deux mois et demi, du début février au 9 avril on n'enregistre aucune pluie de plus de 5 mm ; la sécheresse règne sur tout l'Extrême-Sud de l'île et l'on note de nombreux petits apports de populations à la découverte d'un milieu plus humide et profitant des moindres pluies pour pondre. A titre d'exemple la population n° 33a sur Betindria se sédentarise à la suite d'une pluie de 2,2 mm seulement mais survenant après 22 jours de sécheresse. De même sur Ananademy pour la population n° 35 dont la sédentarisation à la suite d'une pluie minime de 2,0 mm est précédée par 39 jours entièrement secs du 2 février au 12 mars (cf. tableau 6c).

Une analyse identique peut être réalisée sur les populations autochtones en notant l'intervalle de temps entre la date d'apparition des premières femelles à téguments durs, aptes au vol et en conséquence capables de partir si le milieu ne leur convient pas, et celle de la dernière pluie supérieure à un seuil donné. On ne dispose malheureusement que de 6 cas de populations autochtones suffisamment abondantes pour pouvoir être étudiées de cette manière : R3 72, R4 72, R1 72 et R4 73 sur Betindria R4 72, R1 72 sur Ananademy. L'analyse de ces reproductions autochtones confirme les résultats précédents. Signalons en particulier que les deux R4 en 1972 quittent rapidement la plaine peu après leur émergence en pleine période sèche, de même que la R1 sur Ananademy (cf. fig. 18). La R3 sur Betindria en 1972 se sédentarise et les premières et deuxième pontes sont effectuées sur la station grâce à une pluviométrie abondante régulièrement répartie sur tout le mois de février (cf. fig. 22). La R3 sur Betindria en 1973 se sédentarise probablement à la faveur des pluies du 10 au 12 janvier, cependant l'abondance des populations allochtones empêche d'observer clairement l'évolution autochtone et ne permet pas de conclure. Généralement du fait de l'étalement des émergences les premiers individus d'une reproduction ne bénéficient pas

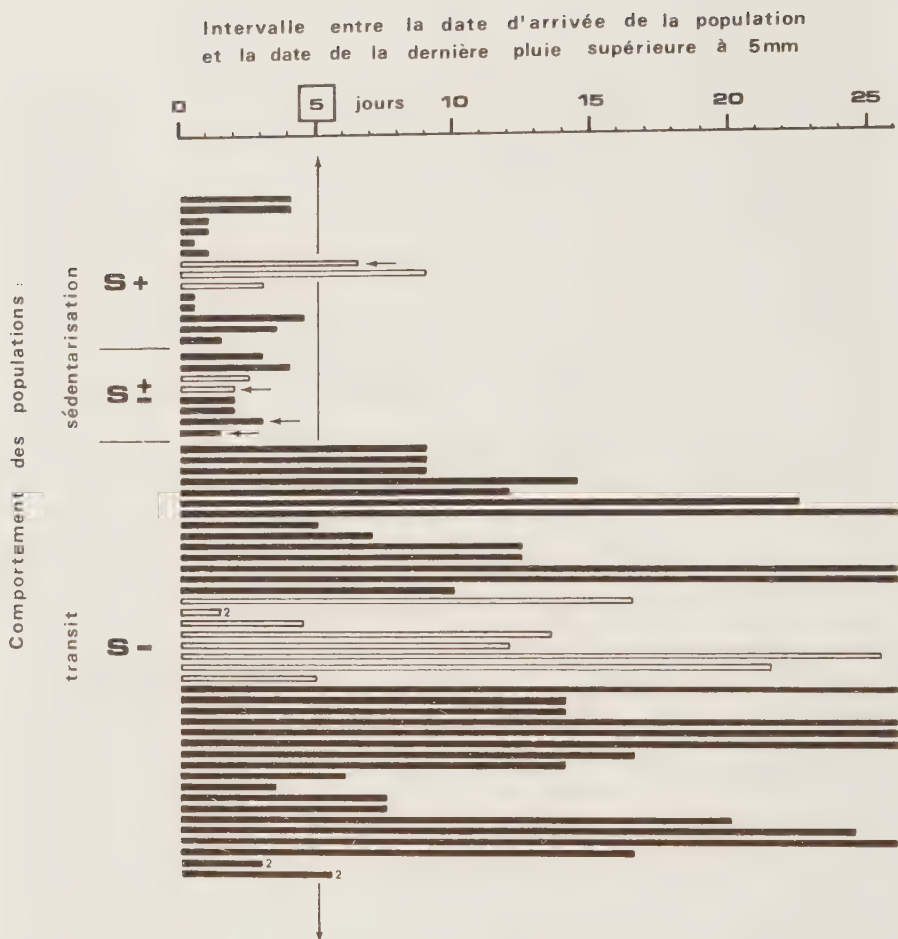


Figure 34. Influence des pluies sur le comportement des populations allochtones.

S+ Sédentarisation

S± Sédentarisation probable

S- Transit

Chaque population allochtone est représentée par un trait dont la longueur est proportionnelle à l'intervalle de temps séparant la date d'arrivée de cette population de la date de la dernière pluie supérieure à 5 mm. Les traits pleins correspondent aux populations de saison chaude et les traits ajourés à celles de saison fraîche.

Les flèches signalent les cas de sédentarisation après des pluies comprises entre 2 et 5 mm.

Le chiffre 2 indique les populations allochtones constituées de femelles bipares et dont l'étude du comportement est de ce fait rendue délicate.

obligatoirement des mêmes conditions que les derniers ; seule une partie des jeunes individus peut alors se sédentariser, l'autre quittant la station. Ainsi pour la R4 sur Betindria en 1973 les premiers imagos apparaissent fin février-début mars et quittent la station du fait de la sécheresse, après durcissement de leurs téguments, alors que les derniers individus R4 à avoir subi leur mue imaginale restent sur place et pondent à la faveur d'une pluie de 5,0 mm le 12 mars. Enfin la sédentarisation d'une reproduction autochtone n'est pas un phénomène définitif et dépend essentiellement de l'évolution des conditions pluviométriques. Ainsi pour la R1 sur Betindria en 1972 à la faveur de conditions propices les jeunes imagos nullipares à téguments durs se sédentarisent et déposent leur première ponte sur place ; puis fin juillet avec un assèchement du milieu la population quitte la station, les femelles unipares émigrant à la découverte d'un milieu plus propice au dépôt de leur deuxième ponte.

On a donc en fonction des conditions pluviométriques locales, toutes les combinaisons possibles de comportement : sédentarisation de l'ensemble de la reproduction ou d'une fraction d'entre elle, sédentarisation au cours d'une partie seulement de la vie de cette reproduction. Le seuil de 5 jours après une pluie de 5 mm est certainement également valable dans le cas des populations autochtones bien que l'on ne puisse s'appuyer ici que sur quelques cas.

III — DISCUSSION

La cause profonde de l'envol chez les criquets, tant solitaires que grégaires, est longtemps demeurée inconnue (MICHEL, 1972). LE BERRE (1953a, 1967) soulignait combien l'étude de cette pulsion était négligée. Sécheresse, climat défavorable, modification ou raréfaction de la nourriture ont tour à tour été invoqués (VOLKONSKY, 1942 ; KENNEDY, 1956) sans pour autant se révéler satisfaisant comme explication. A Madagascar nos propres travaux, à la suite de ceux de LAUNOIS (1974a), montrent que la pluviométrie joue indubitablement un rôle essentiel dans le déterminisme des déplacements. Les variations de la phénologie des graminées sont lentes et ne peuvent rendre compte des phénomènes d'apports et de départs qui se succèdent à un rythme rapide. A l'échelle de la station aussi bien qu'à celle de la région, le bilan mensuel des apports et des départs, indice de la valeur écologique du biotope pour l'adulte, est fonction de la position géographique de l'optimum pluviométrique. Nos travaux fournissent ainsi l'illustration au niveau local de la théorie de LAUNOIS (1974a) et sa justification est apportée par l'étude du comportement des imagos en fonction des conditions pluviométriques.

Les apports de populations observés sur la plaine de Lavanono peuvent relever aussi bien de la fuite d'un milieu trop sec que trop humide. Ainsi les apports R2 en particulier sont enregistrés sur la plaine côtière alors que les précipitations sont abondantes sur l'ensemble du Sud-Ouest et dépassent en de nombreux endroits la limite supérieure de l'optimum pluviométrique. Dans ce cas seul l'excès d'eau a pu inciter les imagos à s'envoler et à partir à la découverte d'un milieu moins humide plus conforme à leurs exigences. Nous avons déjà montré l'existence de tels départs sous l'effet d'une pluviométrie trop abondante (ruissellement en surface, voire inondation du biotope) dans un travail antérieur réalisé sur le plateau de l'Horombe à la limite nord-est de l'aire d'habitat de l'espèce (LECOQ, 1972a). LAUNOIS (1974a) rapporte également des exemples précis de départs sous l'influence d'un excès d'humidité dans la région du plateau de Betioky-Sud.

D'un autre côté des apports sont observés sur la plaine de Lavanono en pleine période sèche alors que les précipitations sont très faibles sur l'ensemble du Sud-Ouest. C'est le cas en particulier en avril, juillet, août et septembre 1972. Il ne peut alors s'agir que de populations imaginaires chassées de leur milieu d'origine par la sécheresse et recherchant une région plus humide. Entre les deux, le plus fréquemment, on trouve des situations intermédiaires où l'ensemble du Sud-Ouest de Madagascar correspond

à une mosaïque de milieux soit trop secs, soit trop humides, soit convenables. Il est alors difficile de rattacher les déplacements d'une population particulière à l'une ou l'autre cause.

Il est à remarquer que les apports notés sur Lavanono en période de sécheresse générale sur l'Extrême-Sud sont le plus souvent de type intra-stationnel alors que les apports causés par la fuite d'un milieu trop humide sont généralement de type inter-stationnel. Nous verrons au chapitre suivant que cet effet dépend des situations météorologiques à l'échelle synoptique responsables du climat sur Madagascar. Un climat sec correspond généralement pour le versant ouest de l'île à un régime d'alizés, alors que les pluies sont provoquées par des zones dépressionnaires ou perturbées favorisant des concentrations d'insectes et des déplacements sur de grandes distances.

D'une manière générale il est donc possible de mettre en évidence deux types de déplacements, les uns provoqués par l'hyperhumidité, les autres par l'hyversiccité. On rejoint là la notion de mésophilie définie par LAUNOIS (DARNHOFER et LAUNOIS, 1973 ; LAUNOIS, 1974a). **Tant l'excès que le défaut de pluies ont un effet stimulant sur l'insecte.**

Les nombreuses arrivées de populations allochtones sur les stations en pleines périodes de sécheresse locale (en particulier au cours des mois de février, mars et début avril 1973) montrent que les imagos ne choisissent pas leur lieu d'arrivée et que **les mouvements de populations doivent se faire au hasard par un système d'essais et d'erreurs**. Les adultes ne restent que peu de temps si le nouveau milieu s'avère également peu propice. La résultante d'un tel système de déplacements, qui se produisent avec une fréquence élevée tout au long de l'année, doit être une localisation maximale des imagos au niveau de la zone écologiquement la plus favorable.

Les pluies exercent leur action en influant sur la sédentarisation et la non sédentarisation des adultes. Dans les conditions normales de la plaine côtière l'excès d'humidité ne semble pas pouvoir intervenir pour transformer le milieu dans un sens défavorable et tous les cas de départs enregistrés sur la plaine correspondent à un comportement de fuite sous l'action de l'hyversiccité. L'effet des pluies sur la sédentarisation des adultes au niveau des biotopes de la plaine côtière est démontré uniquement dans le cas des populations femelles. Cependant les périodes d'apports et de départs coïncident généralement chez les deux sexes et le facteur déclenchant semble devoir être identique, bien que les femelles puissent être légèrement plus sensibles comme l'indiquent les baisses de la sex-ratio enregistrées lors des arrivées et les augmentations lors des départs.

Le rôle du facteur pluviométrique sur la sédentarisation du *Locusta* est précisé sur plus de 60 populations étudiées globalement dans leur milieu naturel et dont le comportement moyen est seul pris en considération. Il faut noter que des populations résiduelles persistent toujours dans le cas de départs et que réciproquement, même si une majorité d'individus semble se sédentariser, des départs ne doivent pas être exclus pour une minorité d'insectes. Ces fractions de populations échappant au comportement moyen possèderaient une latitude plus large vis à vis des conditions défavorables ou bien pourraient correspondre à des adultes exploitant très localement des micro-milieux propices. Ainsi, par exemple, dans les haies d'*Opuntia* où l'humidité persiste généralement plus longtemps, où la végétation est plus verte et plus abondante, on observe fréquemment en période sèche des concentrations locales d'adultes.

Quoi qu'il en soit du comportement de ces minorités, en moyenne toute pluie supérieure à 5 mm transforme le milieu dans un sens favorable pour les adultes. La population se sédentarise. Les femelles déposent leurs œufs. Cet effet apparaît indépendamment des précipitations tout au moins dans les limites 5/10 mm à 100/150 mm d'eau. La limite supérieure n'est atteinte qu'exceptionnellement sur la plaine côtière et n'a pas été observée au cours de la période étudiée. En saison chaude l'effet des pluies ne persiste pas au delà de 5 jours. Après ce laps de temps le milieu semble trop sec pour le criquet migrateur.

Pour conclure ces quelques éléments de discussion nous émettrons une hypothèse sur le mode d'action de la pluviométrie. Cette dernière pourrait agir sur le comportement de l'insecte en modifiant temporairement l'humidité édaphique superficielle. En

effet, le délai de 5 jours correspond assez précisément au temps d'assèchement de la couche superficielle du sol. DARNHOFER (1973a) a effectué des mesures d'humidité sur des sols sableux, voisins de ceux de Lavanono, dans la région de Betioky-Sud. Il en ressort que «dans des profondeurs de 3 à 8 cm l'humidité du sol après une pluie n'atteint son niveau bas originel en moyenne qu'après 5 jours. Ce délai nécessaire à l'assèchement est pratiquement indépendant de la hauteur et de l'intensité des pluies tombées (hauteur minimale 5 mm)».

Il semble bien que les adultes puissent être stimulés et incités à voler aussi bien par une dessiccation excessive de la surface du sol que par une pluviométrie trop abondante provoquant un ruissellement de l'eau en surface.

C — ETUDES EXPERIMENTALES DE L'ACTIVITE DU CRIQUET MIGRATEUR

La pluviométrie agissant, directement ou indirectement, sur le comportement des adultes, on est en droit de se demander s'il est possible de mettre en évidence ces modifications dans les conditions de la nature. Plusieurs questions se posent. Les départs sont-ils précédés d'une augmentation de l'activité générale de l'insecte ou d'une excitabilité plus forte sous l'influence d'un milieu défavorable ? Est-il possible de préciser comment se produisent les départs et en particulier existe-t-il des moments plus propices au cours de la journée ou de la vie de l'adulte — déterminés par le rythme naturel d'activité de l'espèce — où la perturbation induite par le milieu pourra s'exprimer plus aisément ?

Sur le terrain le comportement des acridiens solitaires reste mal connu en dépit du nombre de chercheurs qui ont tenté de l'observer. Pour *Locusta migratoria* citons DAVEY (1953, 1956), DESCAMPS (1961, 1962), NICKERSON (1962), REMAUDIERE (1954), UVAROV (1928), ZOLOTAREVSKY (1933). Les déplacements au sol semblent peu importants (KENNEDY, 1939 ; BRUNEAU DE MIRE, 1952 ; WALOFF, 1963) et les envols spontanés au cours de la journée sont rares ainsi que nous pouvons en témoigner. A Madagascar les travaux de TETEFORT et WINTREBERT (1963), WINTREBERT (1969) fournissent sur diverses séquences du comportement des solitaires un aspect descriptif. Cependant le problème qui nous préoccupe ici, la quantification du comportement des adultes solitaires sur le terrain, n'a jamais été envisagé. Nous avons essayé de l'aborder et de répondre aux questions précédentes en faisant appel, d'une part à des mesures directes sur les stations, d'autre part à une expérimentation en conditions semi-naturelles et aux techniques actographiques.

I — ETUDE SUR LE TERRAIN DES ENVOLS D'EVITEMENT

Dérangé dans ses activités par l'homme, un animal ou pour tout autre raison, le criquet effectue généralement, sur une courte distance, un vol qui l'éloigne de la cause de la perturbation. Ces vols, appelés vols d'évitement, sont utilisés pour évaluer à vue l'abondance des adultes sur une station en comptant le nombre d'individus ainsi observés sur une distance connue (cf. chapitre 1). Dans l'optique d'une étude sur le terrain de l'influence des conditions naturelles sur le comportement des adultes, la distance de ces envols d'évitement nous est apparue a priori comme devant être un bon critère susceptible d'exprimer quantitativement l'excitabilité et de se prêter à des mesures aisées lors des prospections régulières sur les stations.

1. Méthode

La méthode utilisée pour mesurer les envols d'évitement est simple et fait appel à deux prospecteurs parcourant la station au hasard. Dès qu'un criquet est levé l'un des prospecteurs s'immobilise au niveau du point d'envol tandis que l'autre, à l'aide d'une boussole et d'un décimètre souple en corde, mesure la distance et l'orientation du vol.

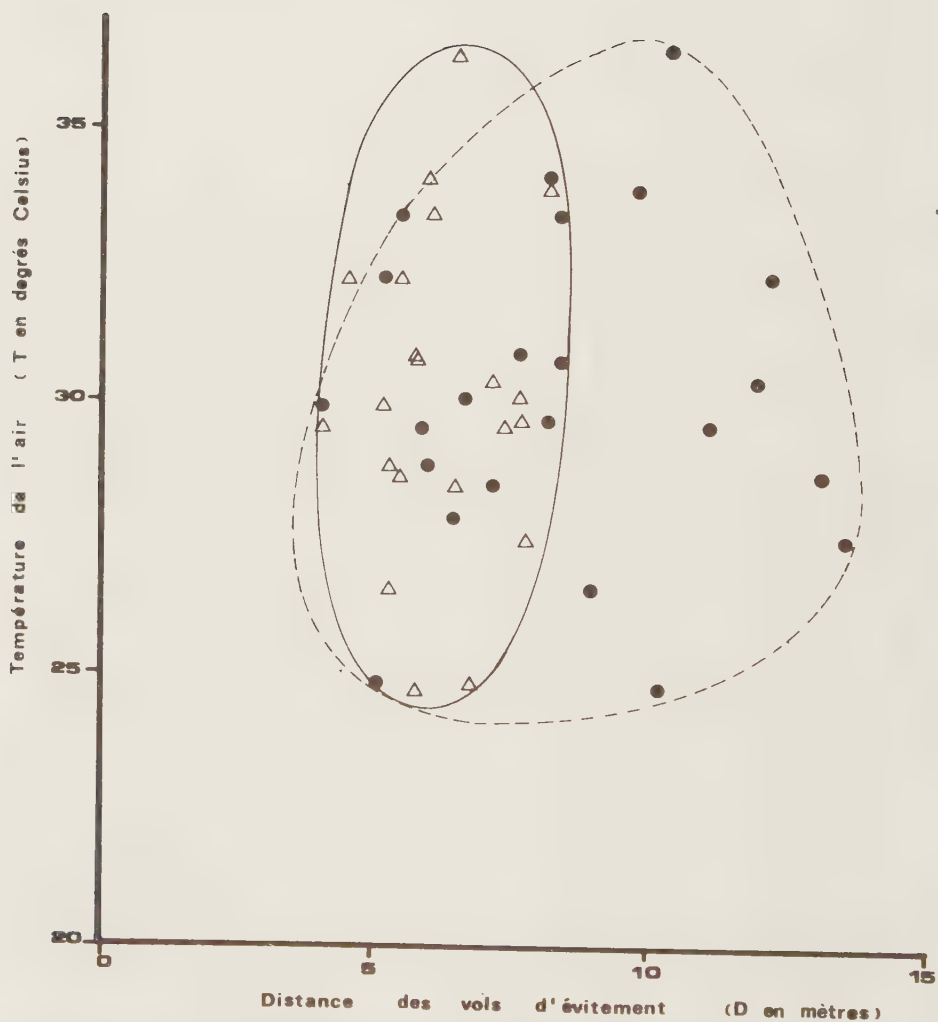


Figure 35. Relation entre la distance des vols d'évitement (D) et la température de l'air mesurée sous abri à une hauteur de 180 cm (T).

Chaque symbole correspond à la moyenne des mesures effectuées au cours d'une même prospection (cercles pour les femelles et triangles pour les mâles).

Le sexe de l'individu, la direction et la force du vent sont également notés. Les mesures sont effectuées toujours aux mêmes heures de la matinée, sensiblement entre 9 et 10 heures. La température et l'humidité de l'air sont mesurées au dessus de la végétation, à 50 cm du sol environ, en début et en fin de prospection à l'aide d'un psychromètre fronde.

2. Résultats

Entre le 30 janvier et le 17 avril 1973, 466 vols ont été étudiés à la fois sur Betindria et sur Ananademby, au cours d'une période présentant des conditions climatiques très contrastées. Ainsi le début du mois de février est marqué par des pluies assez fortes (53,2 mm du 30/1 au 2/2 sur Betindria) alors que les précipitations sont nulles ou minimales jusqu'à la mi-avril. La végétation demeure turgescente pendant les trois premières semaines de février puis se dessèche rapidement et reste à l'état de chaumes jusqu'à la fin des mesures.

La distance moyenne des vols est de 7,20 mètres. Elle est plus grande chez les femelles (9,40 m) que chez les mâles (6,20 m). La distance maximale observée a été de 39,50 mètres et la distance minimale de l'ordre de 0,80 m. Selon les prospections la température moyenne au cours des séries de mesures oscillait entre 25 et 36°C. Aucune corrélation n'a cependant pu être établie entre ce paramètre et la distance des vols d'évitement (figure 35). Cette dernière, par contre, ainsi que l'orientation des vols, sont nettement corrélés à la force et à l'orientation du vent au moment du départ. Ainsi, globalement 80 % des envols sont effectués sous le vent (figure 36). Cette influence se fait ressentir dès les vents de force 2 Beaufort puisque l'on note déjà dans ces conditions 75 % d'envols sous le vent. Une direction de vol perpendiculaire à la direction du vent est assez fréquente (22,5 %) quant aux envols effectués strictement à 180° par rapport au vent ils représentent 25,8 % des cas. Chez 5 insectes seulement sur les 466 étudiés, un demi-tour en plein vol a été observé ; l'adulte se retrouve généralement face au vent avant de se poser rapidement. La distance des vols dépend pour une large part de la force du vent et varie significativement de $5,5 \pm 1,9$ m pour les vents de force 1 Beaufort à $8,4 \pm 1,5$ m pour les vents de force 5. A partir de la force 6 on observe une diminution significative de la distance des vols (figure 37). Il semble que pour des vents de force supérieure cette distance doive encore diminuer, les adultes ayant alors plutôt tendance à se plaquer au sol, bien qu'à l'opposé une fraction de la population puisse être emportée sur de très grandes distances. La courbe en double trait de la figure 37 constitue une tentative d'interprétation tenant compte de ces remarques.

Si l'on observe l'évolution, sur Betindria et Ananademby, de la distance des vols entre le début et la fin de la série de mesures on constate l'existence d'un certain nombre de modifications ne pouvant s'expliquer uniquement par les fluctuations de la force du vent (figure 38). Sur Ananademby la distance des vols évolue de la manière suivante. De l'ordre de 6 mètres le 2 février (après 11,6 mm de pluies les 30/1 et 1/2) elle augmente significativement dès le 7 février et demeure voisine de 9 mètres jusqu'à la fin du mois. Elle diminue début mars (significativement par rapport à la mi-février), diminution que l'on peut mettre en rapport avec l'apparition des jeunes imagos de la R4, moins aptes au vol, bien que ceux-ci soient assez peu nombreux sur cette station. Sur Betindria l'allure générale de la courbe révèle une évolution susceptible d'une interprétation identique avec une augmentation de la distance des vols du début à la mi-février ; une baisse avec l'apparition des jeunes R4, assez nombreux, à la fin du mois de février, puis une nouvelle augmentation au cours du mois de mars à mettre en relation avec la maturation des individus R4 dans un milieu sec. Cependant l'échantillonnage de la population est ici moins important et aucune de ces variations n'est significative, si ce n'est chez les femelles la diminution de la distance des vols au moment des émergences de la R4.

Direction du vent

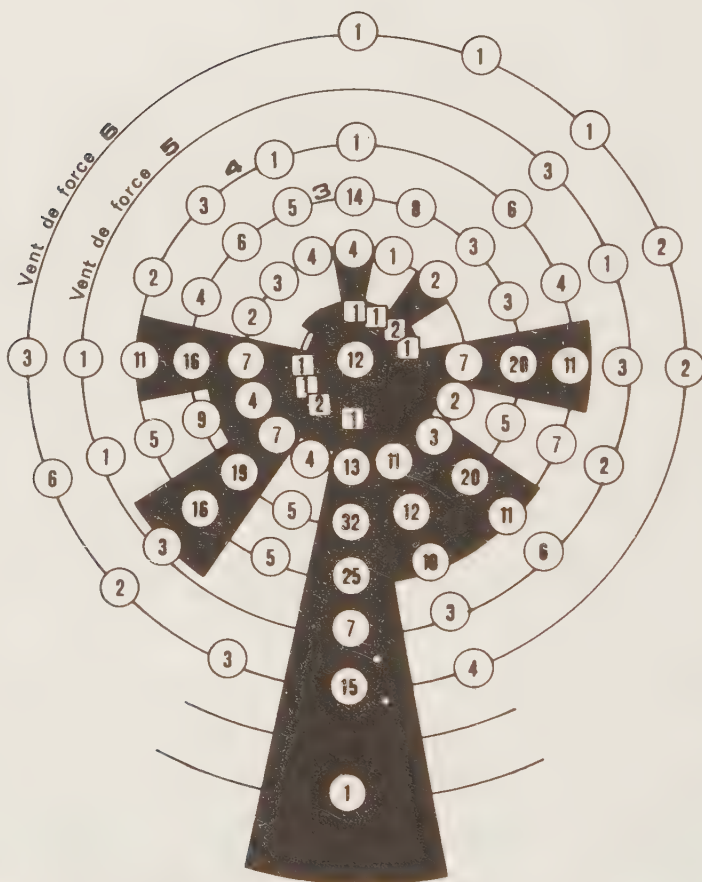


Figure 36. Orientation des vols d'évitement en fonction de la direction et de la force du vent au moment de l'envol.

Les cercles ont un diamètre proportionnel à la force du vent exprimée selon l'échelle Beaufort (de 0 au centre à 8 pour le cercle extérieur). Les nombres expriment le total des envols observés dans une direction donnée pour un vent de force égale à celle du cercle correspondant. Les secteurs noirs ont un rayon proportionnel au nombre total des envols observés dans une direction donnée.

La majorité des vols (80 %) s'effectue sous le vent.

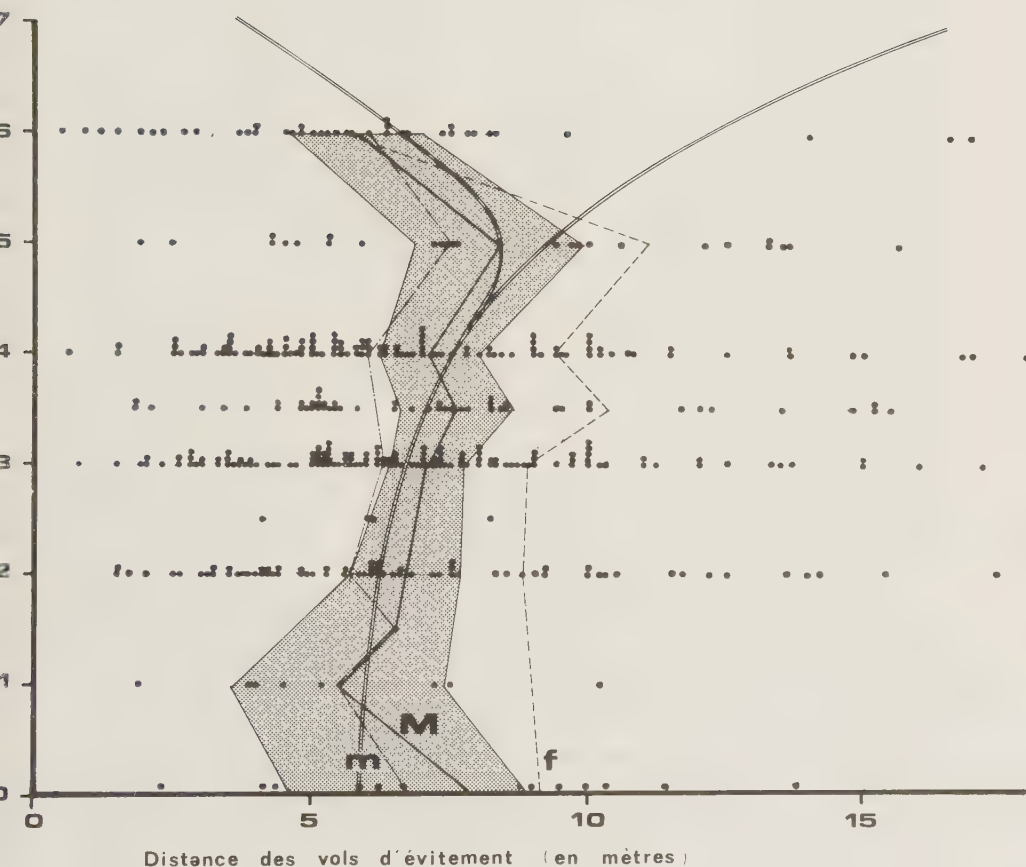


Figure 37. Distance des vols d'évitement en fonction de la force du vent (F) au moment de l'envol.

- D distance des vols en mètres
- F force du vent (échelle Beaufort)
- M moyenne générale et intervalle de confiance de la moyenne (zone grise)
- m moyenne pour les mâles
- f moyenne pour les femelles

La courbe en trait double constitue une tentative d'interprétation. (cf.-texte page 113).

3. Discussion

A l'intérieur des limites observées au cours des mesures (25 - 36°C) la température ne semble pas constituer un facteur limitant pour le vol. Il est à remarquer qu'en laboratoire WEIS-FOGH (1956) signale que les criquets ont une vitesse de vol qui, dans des limites assez larges, n'est pas affectée par la température de l'air. Ainsi ce facteur n'a que peu d'effets sur la fréquence des battements alaires et la vitesse de vol de *Schistocerca gregaria* entre 25 et 35°C. Par ailleurs, sur le terrain, LAUNOIS (1974a) situe à 25°C. le seuil thermique au delà duquel le criquet migrateur malgache n'est plus limité dans son développement et sa croissance.

Le vent exerce par contre une influence importante notamment sur la direction des vols d'évitement. On peut dès maintenant supposer que ce facteur, déjà important aux basses altitudes, va jouer un rôle capital sur l'orientation des déplacements à grande distance. Nous aurons plus loin confirmation de cette hypothèse. Signalons cependant que chez *Schistocerca gregaria* le rôle du vent dans l'orientation des déplacements, tant des solitaires que des grégaires, est connu en particulier depuis les travaux de RAMCHANDRA RAO (1936) et RAINEY (1951). La direction des essais chez *Schistocerca* est déterminée par la direction du vent dominant. Cependant à l'intérieur de l'essaim les orientations des individus peuvent être multiples (WALOFF, 1958) et la trajectoire des individus est la résultante de la vitesse et de la direction du vent avec leur vitesse et leur direction propre (SAYER, 1956, 1965). Ces deux derniers paramètres dépendent grandement de réactions sensorielles à la présence des congénères et assurent la cohésion de l'essaim. A Madagascar des observations personnelles nous ont montré, sur des essais primitifs en formation, la possibilité de vols quasi-stationnaires à basse altitude sans corrélation apparente avec la direction du vent. Les orientations individuelles sont très diverses et doivent contribuer à maintenir la cohésion de l'ensemble. Chez les solitaires par contre, l'absence de stimulations mutuelles doit rendre les individus plus dépendants de la direction du vent.

En ce qui concerne la distance des vols d'évitement, bien que l'on puisse supposer (en particulier à la vue des résultats obtenus sur Ananademby) que l'assèchement des stations se traduit par une augmentation de la distance des vols (pouvant refléter une plus grande excitabilité des adultes) l'absence de validité statistique des résultats de Betindria empêche toute conclusion. Les résultats de ce point de vue peu positifs de cette expérimentation de terrain peuvent s'expliquer de deux façons, soit par la multiplicité des facteurs qui interfèrent dans les conditions naturelles et qu'il est difficile de contrôler, soit par le choix de l'horaire des mesures. En effet toute espèce animale présente des rythmes naturels d'activité, les phases d'activité locomotrice, de vol, de prise de nourriture,... se succèdent selon des modalités relativement précises en fonction des heures de la journée. Si les modifications importantes du milieu qui se sont produites au cours de l'expérimentation ont eu une répercussion sur l'insecte, en particulier dans le sens d'une plus grande incitation au vol, celle-ci ne se manifeste pas obligatoirement au cours de la matinée lors des mesures entre 9 et 10 heures. Il convient donc d'avoir des précisions sur les rythmes d'activité du criquet migrateur afin de déterminer les heures où l'action du milieu peut se faire ressentir au maximum en favorisant l'activité de vol et les départs.

II — ETUDES ACTOGRAPHIQUES EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES

La définition des périodes naturelles d'activité du criquet migrateur et l'observation de leurs modifications sous l'influence de divers facteurs devaient nous permettre de définir le moment le plus propice aux envols. Nous avons choisi comme moyen d'étude une technique actographique classique obligeant évidemment à se limiter à l'activité locomotrice mais présentant l'avantage d'être robuste et facilement applicable dans les conditions de brousse. On pouvait avoir là un moyen aisé de répondre à la question précédente, c'est à dire de définir le moment des envols, en admettant que

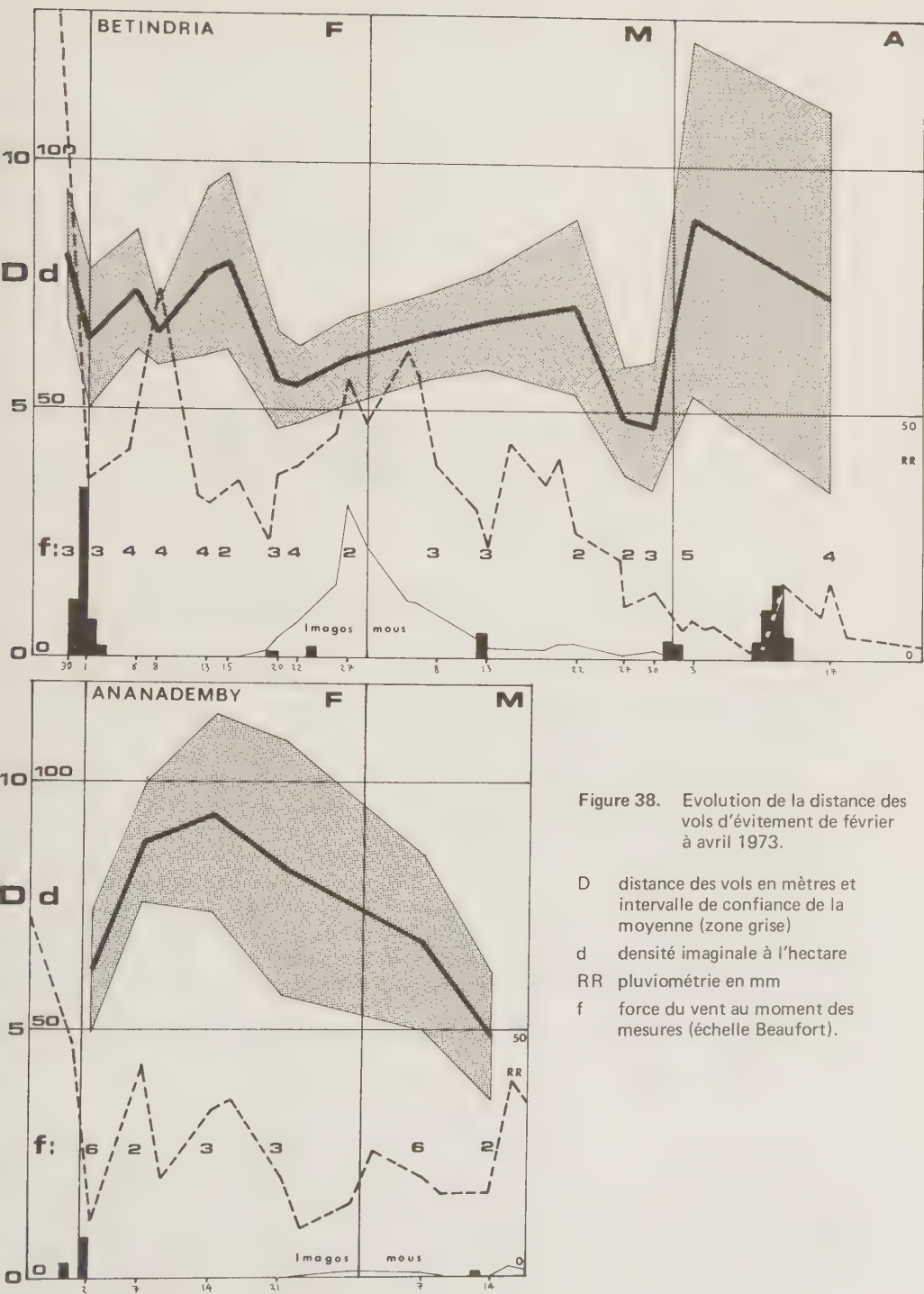


Figure 38. Evolution de la distance des vols d'évitement de février à avril 1973.

- D distance des vols en mètres et intervalle de confiance de la moyenne (zone grise)
- d densité imaginale à l'hectare
- RR pluviométrie en mm
- f force du vent au moment des mesures (échelle Beaufort).

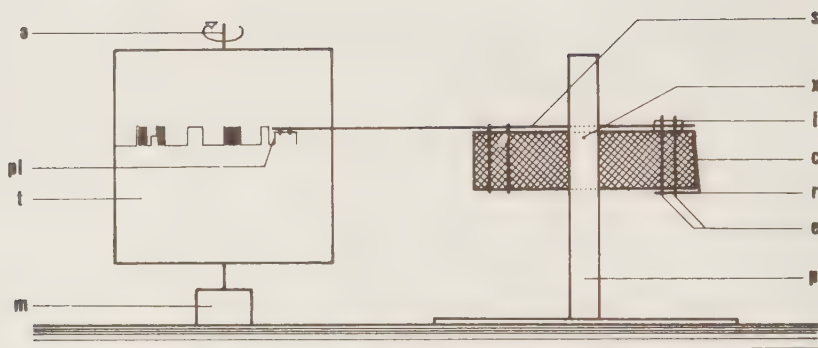


Figure 39. Schéma d'un actographe à bascule

- a axe du tambour
- pl plume enregistreuse
- t tambour enregistreur (1 tour / 24 heures)
- m moteur
- s stylet inscripteur
- x axe de la cage
- l lest (équilibrage de la cage)
- c cage contenant l'insecte à expérimenter
- r trappe permettant d'introduire chaque jour de la nourriture fraîche
- e élastiques (maintien du stylet, du lest et fermeture de la trappe)
- p support de la cage

celui-ci corresponde à un type d'activité ambulatoire particulier.

Bien que le comportement des solitaires soit peu connu, un certain nombre de travaux pouvait nous guider. C'est ainsi qu'il semble pour plusieurs auteurs que les envols des solitaires ont lieu préférentiellement au crépuscule. Cette conviction provient d'un ensemble de faits qui, rapportés les uns aux autres, paraissent ne laisser que cette possibilité : rareté des envols spontanés diurnes, observations d'envols post-crépusculaires pour les ailés d'une sous-espèce voisine, *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.), évolution brutale des densités imaginales en une nuit, captures de nuit aux lumières, observations des ailés en vol par radar. En fait, quelques indices récents laissent à penser que la situation réelle est plus complexe : observation d'individus volant isolément à l'aube ou dans l'après-midi en situation pré-orageuse (LAUNOIS, c.p.), arrivées d'ailés après une pluie d'orage dans la journée (ANDRIANASOLO, c.p.), action des ascendances thermiques diurnes sur des ailés effectuant un vol d'évitement (passage de troupeau, feu de brousse) et paraissant être littéralement aspirés (LAUNOIS-LJONG et LAUNOIS, 1971). Il convenait donc d'apporter des précisions sur les possibilités d'activité offertes au criquet migrateur par les différentes heures du jour et de la nuit.

Des mesures comparées ont été effectuées sur les adultes et sur les larves des deux sexes placés dans différentes conditions expérimentales : présence ou absence d'autres congénères à proximité, qualité de la nourriture offerte, période de ponte ou d'interponte. Les enregistrements actographiques ont été réalisés en collaboration avec LAUNOIS dans trois localités du sud-ouest de Madagascar de février à août 1973.

1. Technique et conditions expérimentales

Les actographes utilisés sont du type «à bascule» (SZYMANSKI, 1932). Une cagette grillagée (de métal ou de nylon) de 6 x 6 x 18 cm est en équilibre autour d'un axe horizontal. L'amplitude des oscillations est réduite par des butées pour que le déplacement de l'enceinte perturbe l'insecte le moins possible. Un stylet inscripteur transmet les oscillations de la cage à un tambour enregistreur effectuant un tour par 24 heures (figure 39). Les enregistrements sont effectués soit sur bande de papier enfumé, soit directement sur la bande d'un thermohygrographe.

Ce type d'actographe permet d'enregistrer le rythme de l'activité locomotrice. L'unité d'activité (UA) est constituée par le parcours d'une extrémité à l'autre de la cage. La mesure horaire de la quantité d'activité donne une représentation graphique en deux dimensions (amplitude, temps). L'enregistrement sur papier enfumé à une vitesse de déroulement de la bande de 3 cm par heure permet de dénombrer à la loupe jusqu'à 150 unités d'activités horaires. Les enregistrements à l'encre, sur bande de thermohygrographe, ne dépassent guère une sensibilité de 25 unités d'activité horaire.

Des enregistrements ont été effectués en saison chaude comme en saison fraîche en trois sites différents :

- Betioky : février à juin 1973 en *insectarium* ;
- Beloha : juin à août 1973, en pièce ouverte sur l'extérieur ;
- Lavanono : mars à mai 1973, en *insectarium*.

Simultanément à l'activité locomotrice, la température et l'humidité relative de l'air sont enregistrées à proximité immédiate des actographes. Les fluctuations thermohydriques sont sensiblement identiques aux fluctuations naturelles à Beloha, légèrement tamponnées par effet *insectarium* à Betioky et Lavanono. Le profil thermique moyen calculé pour l'ensemble des imagos expérimentés à Betioky présente un maximum de 29°7 et un minimum de 22°6, soit une moyenne journalière de 26°2. Pour l'ensemble des expérimentations menées à Beloha et Lavanono on trouve respectivement 27°5, 15°4 et une moyenne de 21°5. La photopériode varie de 12 heures 37 fin février à 10 heures 40 en juin.

Dans tous les cas le matériel biologique est constitué par des adultes ou des larves de *Locusta migratoria capito* SAUSS. typiquement solitaires, prélevés dans la nature, si possible datés par rapport à la mue imaginale, et placés immédiatement en expérimentation pendant un laps de temps pouvant aller jusqu'à plus de deux mois.

La nourriture, constituée de graminées fraîches, est renouvelée chaque matin.

Il s'agit de :

Heteropogon contortus à Betioky,

Cenchrus ciliaris à Lavanono,

Dactyloctenium sp. à Beloha.

Ces diverses graminées ont été essentiellement choisies pour leur abondance sur les lieux d'expérimentation respectifs. Elles sont toutes trois normalement consommées par le criquet migrateur.

Les femelles étudiées sont sorties des actographes à intervalles réguliers et mises en élevage pour qu'elles puissent s'accoupler ou pondre.

2. Résultats

Au total 97 imagos et 13 larves de stade 5 ont été mis en expérience, représentant respectivement 674 et 170 enregistrements journaliers.

Les résultats de Beloha et Lavanono sont regroupés à cause de la similarité de réponse de l'insecte dans ces deux localités.

a. Profil journalier de l'activité locomotrice

Dans tous les cas étudiés, l'activité locomotrice du criquet migrateur se manifeste essentiellement au cours de la phase diurne du nyctémère. Cependant une différence fondamentale apparaît dès l'abord quant à la répartition journalière de l'activité entre les imagos testés à Beloha et Lavanono d'une part et ceux expérimentés à Betioky d'autre part (figures 40 et 41).

aa. Imagos expérimentés à Beloha et Lavanono

Le profil journalier moyen de l'activité locomotrice pour l'ensemble des imagos testés à Beloha et Lavanono présente un aspect bimodal typique (figure 40). Il existe deux périodes d'activité locomotrice. La première débute peu après le lever du soleil, à partir de 7 heures. L'activité, d'abord peu intense, s'amplifie très rapidement et atteint un maximum (18.2 UA) vers 13 heures. Dès 14 heures l'activité décroît, passe par un minimum (6.5 UA) à 16 heures, augmentant de nouveau avec la chute de la luminosité jusqu'à atteindre un second maximum (12.4 UA) assez bref au crépuscule, à 18 heures. L'activité diminue ensuite rapidement en début de nuit pour se stabiliser à un niveau voisin de zéro à partir de 24 heures. Pendant toute la deuxième partie de la nuit l'activité est sensiblement nulle (0.2 UA).

Le maximum thermique situé vers 15-16 heures correspond à un minimum relatif de l'activité locomotrice diurne. L'amplitude des variations horaires et journalières de l'activité est importante.

ab. Imagos expérimentés à Betioky

Le profil journalier moyen de l'activité est ici constitué par une courbe unimodale (figure 40). L'activité croît à partir du lever du soleil très progressivement et proportionnellement à l'élévation thermique. Le maximum est atteint à 15 heures (10,7 UA) et coïncide sensiblement avec le maximum thermique. L'activité décroît ensuite peu à peu. Le crépuscule ne se marque que par le maintien de l'activité à un niveau sensiblement constant (10 UA) entre 17 et 19 heures. Puis la décroissance de l'activité continue régulièrement au cours de la nuit. Le minimum (3 UA) est atteint

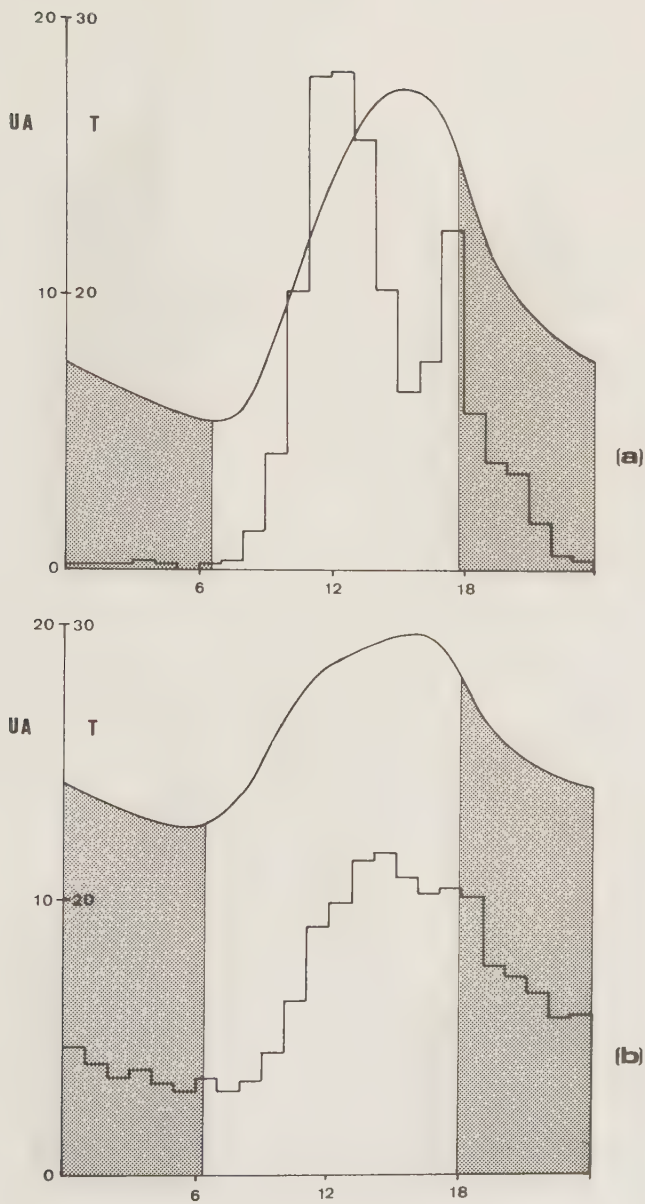


Figure 40. Profils journaliers moyens de l'activité locomotrice pour les imagos expérimentés à Beloha et Lavanono (a) et Betioky (b).

UA activité locomotrice (histogramme)
 T température de l'air au voisinage de l'insecte (degrés Celsius).

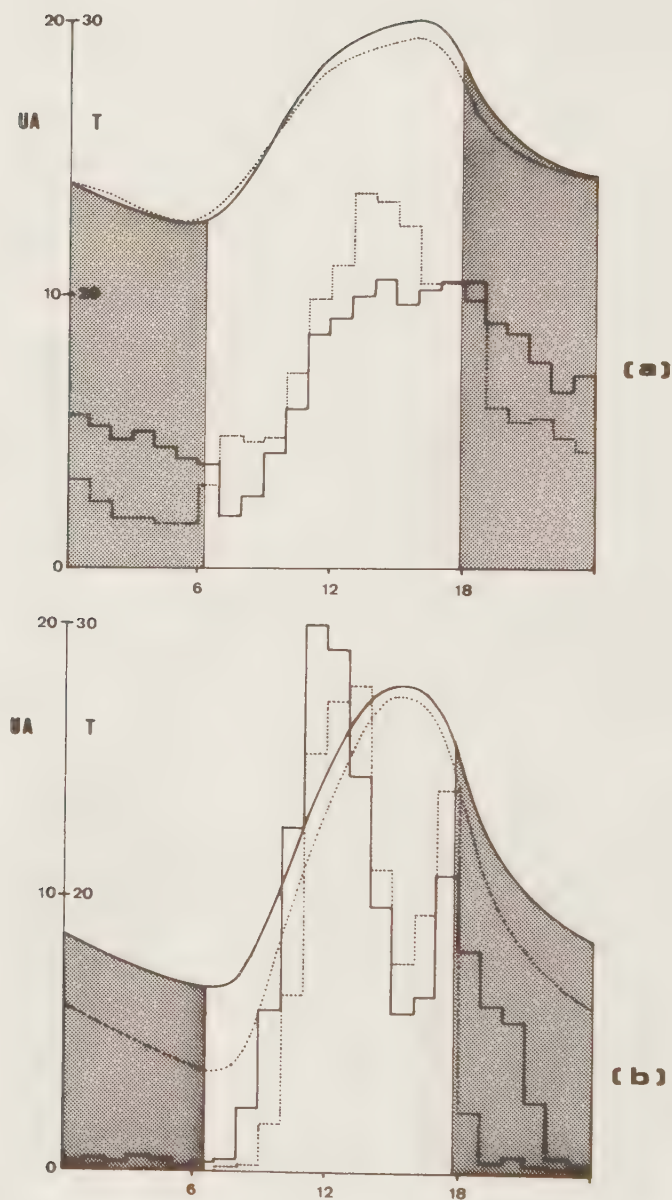


Figure 41. Profils journaliers moyens de l'activité locomotrice en fonction du sexe. (a) imagos expérimentés à Betioky, (b) imagos expérimentés à Beloha et Lavanono.
 — mâles femelles

UA activité locomotrice (histogrammes)

T température de l'air au voisinage de l'insecte (degrés Celsius).

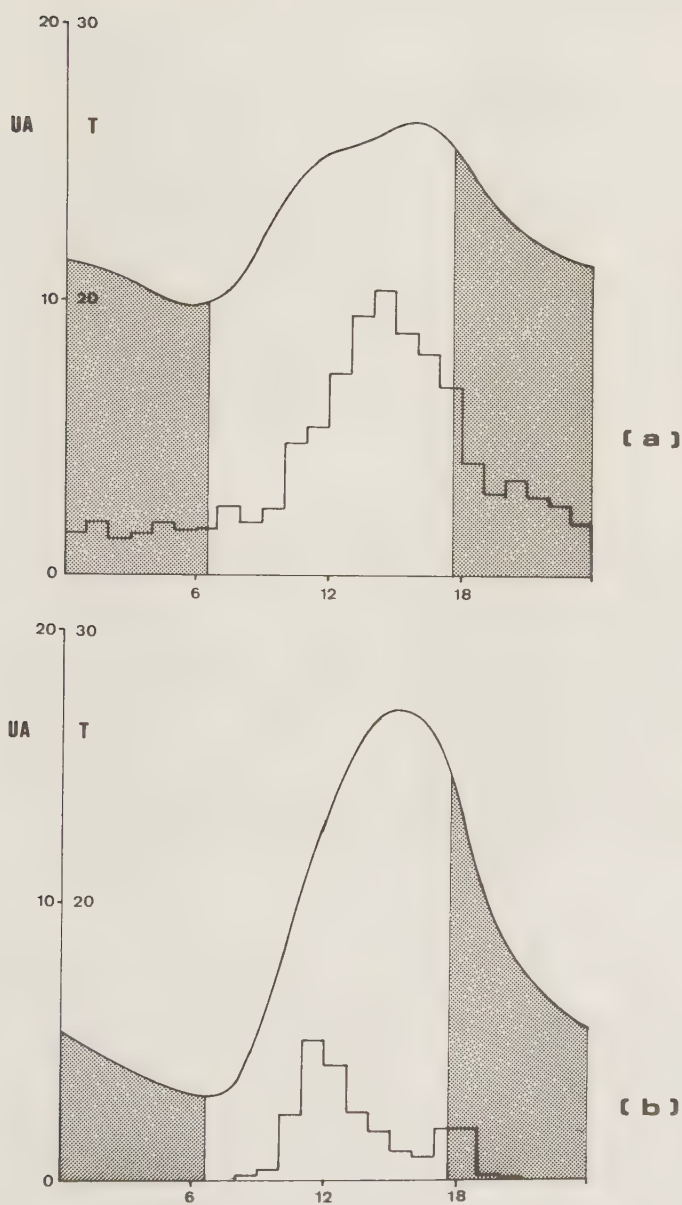


Figure 42. Profils journaliers moyens de l'activité locomotrice pour les larves de stade 5 expérimentées à Betioky (a) et à Beloha-Lavanono (b).

UA unités d'activité locomotrice (histogrammes) ;
T température de l'air au voisinage de l'insecte (degrés Celsius).

entre 6 et 8 heures du matin, soit aux heures les plus fraîches.

L'amplitude des variations horaires et journalières de l'activité est ici plus faible qu'à Beloha et Lavanono et sensiblement proportionnelle à l'amplitude des variations thermiques. Globalement, pour une température donnée, l'activité est également plus faible.

ac. Profil d'activité des larves de cinquième stade

A Betioky, le profil journalier moyen de l'activité locomotrice des larves de stade 5 est très voisin de celui des imagos. La courbe unimodale présente un maximum à 15 heures. Le crépuscule ne se marque par aucun phénomène particulier (figure 42).

A Beloha seules deux femelles de cinquième stade ont été testées pendant 27 jours au total. L'amplitude de l'activité est plus faible que chez les imagos (max. 5.1 UA). On retrouve cependant un profil bimodal typique avec un premier maximum à 12 heures et un second, plus faible, autour du crépuscule à 18 heures.

Ainsi, en dehors de la période de mue qui désynchronise les rythmes d'activité journaliers, les larves paraissent développer les mêmes caractéristiques de comportement que les adultes, surtout au niveau de l'apparition d'une phase d'activité crépusculaire.

ad. Influence du sexe

Aucune différence fondamentale ne se remarque entre mâles et femelles quant au rythme de l'activité locomotrice, aussi bien chez les imagos que chez les larves de cinquième stade (figure 41).

A Betioky toutefois, une différence apparaît au niveau de l'activité nocturne qui est généralement beaucoup plus importante qu'à Beloha et Lavanono (où elle ne représente que quelques pour cents de l'activité sur 24 heures en ne tenant pas compte de l'activité crépusculaire). Les mâles s'agitent plus que les femelles dans des conditions d'environnement identiques (mars : 46 % contre 36, avril 41 contre 18, mai : 29 contre 15, juin : 18 contre 16). L'activité nocturne diminue au fur et à mesure que la saison fraîche approche, d'abord pour les femelles, ensuite pour les mâles, ce qui pourrait traduire l'existence d'un seuil thermohydrique d'activité nocturne différent chez les deux sexes.

b. Influence de la photopériode

Le rythme nycthémeral jour-nuit détermine indubitablement la répartition journalière de l'activité locomotrice. Celle-ci débute, ou augmente, régulièrement peu après le lever du soleil, quelle que soit la température à partir du moment où elle se situe au-dessus du seuil d'activité.

L'étude des courbes obtenues à Lavanono entre les mois de mars et mai 1973 se révèle particulièrement significative (figure 43). Le premier maximum d'activité apparaît tout à fait indépendant du maximum thermique et situé régulièrement vers 12 heures. Le maximum thermique situé vers 15 heures correspond à une nette baisse de l'activité, ceci pour des températures maximales nullement limitantes de l'ordre de 27°C. Le deuxième maximum crépusculaire est situé vers 20 heures en mars. Avec la durée du jour diminuant, dans l'hémisphère austral, de mars à avril on constate une avance progressive de ce deuxième maximum qui passe aux alentours de 19 heures en avril et de 18 heures en mai.

c. Influence de la température

L'étude des variations de l'activité horaire en fonction de la température permet d'établir une certaine proportionnalité entre ces deux paramètres et de déterminer un



Figure 43. Influence de la photopériode sur la répartition journalière de l'activité locomotrice. Chaque graphique donne le profil journalier moyen de l'activité pour les imagos expérimentés à Lavanono au cours des mois de mars, avril et mai.

UA activité locomotrice
T température de l'air

seuil d'activité au voisinage de 17 degrés (figure 44).

Cependant pour une même température une grande variabilité apparaît. En particulier à Beloha et Lavanono où le cycle nycthéral détermine deux maximums d'activité, l'un en fin de matinée, l'autre au crépuscule. Ainsi les heures chaudes de la journée correspondent ici à un minimum relatif de l'activité, alors que la baisse thermique accompagnant le crépuscule donne lieu à une recrudescence momentanée. Une élévation thermique n'a alors d'effet sur l'amplitude de l'activité locomotrice que si cette élévation est en phase avec le rythme de base imposé par la photopériode. Signalons cependant que la période d'activité crépusculaire se maintient deux ou trois heures en début de nuit pendant la saison chaude et qu'elle tend à devenir plus brève en saison sèche.

A Betioky la corrélation est plus étroite et le cycle d'activité locomotrice est sensiblement calqué sur le cycle thermique. L'importante activité nocturne, atteignant 56 % de l'activité sur 24 heures chez certains individus en saison chaude, pourrait s'expliquer en partie par les températures de nuit toujours sensiblement plus élevées qu'à Beloha et Lavanono au moment des tests et en moyenne très supérieures au seuil d'activité défini plus haut.

d. Influence de l'humidité relative

L'influence de l'humidité relative reste, dans la nature, très difficile à distinguer de celle de la température, les deux facteurs variant de manière inverse. Grossièrement on peut considérer la zone encadrée par les valeurs suivantes comme la plus favorable à l'activité locomotrice :

25°C, 70 % d'humidité

35°C, 40 % d'humidité.

En dessous de 23 degrés et pour des humidités supérieures à 80 % l'activité est très réduite. La limite inférieure est plus sujette à caution faute de données suffisantes.

e. Variations de l'activité avec l'âge

L'activité des larves de cinquième stade se réduit quelques jours avant la mue imaginale et ne reprend ensuite que progressivement. La prise de nourriture cesse complètement au cours des quelques jours encadrant la mue.

Plusieurs imagos, mâles et femelles, ont été suivis pendant la plus grande partie de leur vie dont deux femelles pendant plus de deux mois. L'évolution de l'amplitude de l'activité journalière est très variable selon les cas : variations régulières autour d'une moyenne, croissance ou décroissance continues. Le rythme individuel apparaît vers le deuxième jour de la vie imaginale alors que l'insecte est encore mou. Aucune manifestation particulière n'accompagne le durcissement des téguments, stade critique puisqu'il correspond à l'acquisition de la possibilité de vol. La mort s'annonce généralement par une désynchronisation du rythme d'activité et l'apparition d'épisodes fébriles irrégulièrement répartis tout au long du jour et de la nuit. Parfois le rythme individuel d'activité se maintient jusqu'à la veille du décès de l'acridien sans révéler aucune perturbation. Ce n'est que dans les douze dernières heures que ses mouvements diminuent d'ampleur et que l'insecte devient alors peu sensible aux perturbations extérieures.

f. Influence de l'état gravide

Deux femelles ont été expérimentées à Beloha pendant plus de deux mois chacune, du début de la vie imaginale à la troisième ponte. Au cours des quelques heures ou de la journée précédant la ponte, l'activité locomotrice est décuplée. Le profil journalier de l'activité prend un aspect unimodal avec un seul maximum, vers 14-15 heures, pouvant dépasser 100 UA. Aucune recrudescence de l'activité n'apparaît au crépuscule (figure 45a).

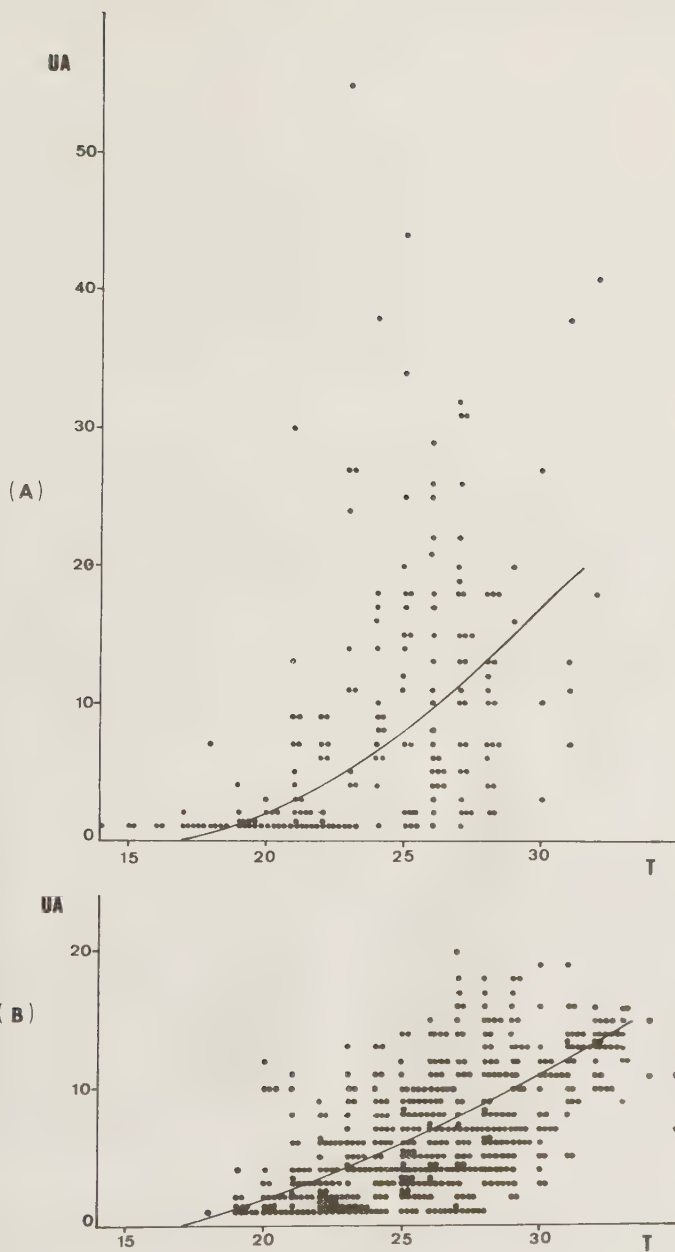


Figure 44. Influence de la température sur l'activité locomotrice des imagos expérimentés à Beloha-Lavanono (a) et à Betioky (b). Chaque point représente l'activité moyenne d'un individu à une heure particulière de la journée. Les valeurs nulles ne sont pas représentées.

UA activité locomotrice
 T température de l'air

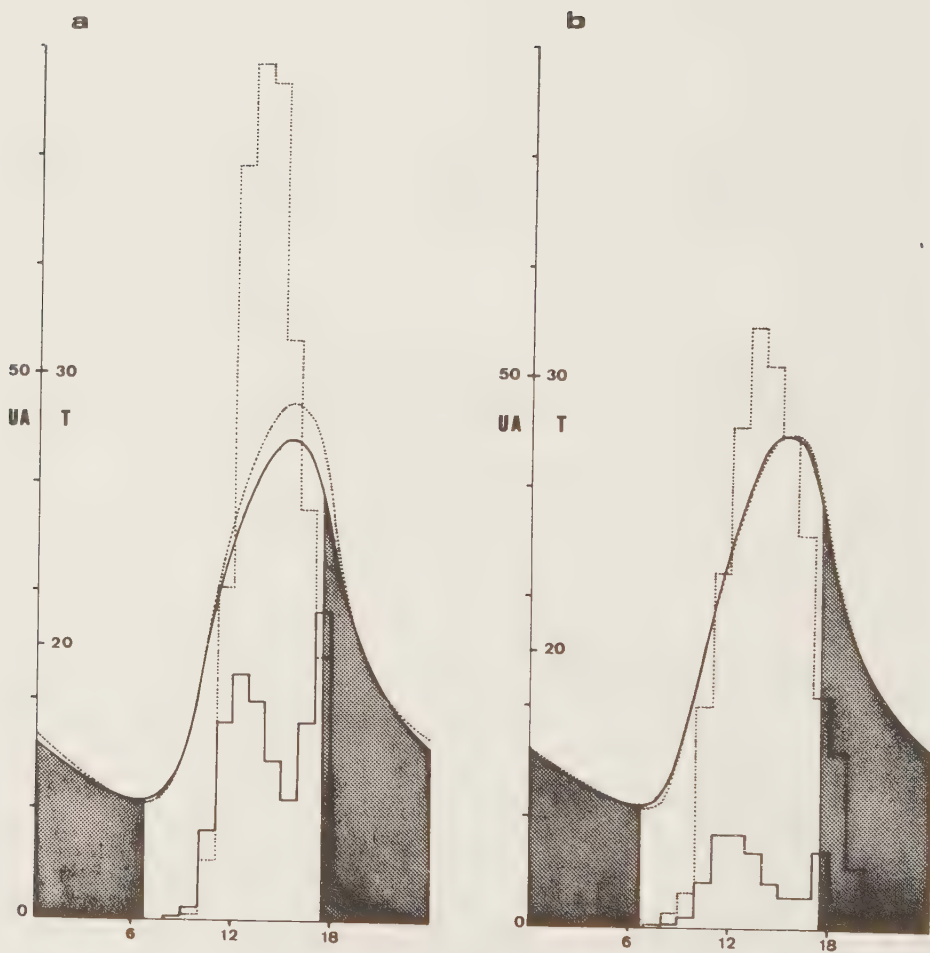


Figure 45. Influence de la gravidité (a) et du jeûne (b) sur l'activité locomotrice des imagos expérimentés à Beloha.

UA activité locomotrice
T température de l'air

(D'après LAUNOIS et LECOQ, 1974)

Ces modifications du profil de l'activité locomotrice à l'approche de la ponte ont permis de prévoir celle-ci et de ne placer les femelles dans des cages avec pondoïr que le temps nécessaire au dépôt de l'oothèque.

g. Influence des conditions alimentaires

Au cours de la plupart des expériences, la nourriture est renouvelée chaque matin à l'état frais. A Beloha, cependant, dans plusieurs cas des graminées sèches ont été introduites dans les cagettes d'actographe en lieu et place de nourriture fraîche, pendant plusieurs jours consécutifs. Dans tous les cas on observe une augmentation à peu près immédiate et considérable de l'activité. Globalement la courbe journalière prend un aspect unimodal, l'unique maximum se situant vers les heures chaudes de la journée. Aucun phénomène particulier n'est observé au crépuscule (figure 45b).

h. Relation entre le rythme d'émission des fèces et le rythme de l'activité locomotrice

Le rythme d'émission des fèces a été mesuré à plusieurs reprises par dénombrement à vue afin d'obtenir une approximation du rythme de prise de nourriture. Ce rythme est maximal entre 11 et 16 heures. Il s'atténue fortement dès 17 heures alors que la température est encore proche du maximum de la journée. Bien que le temps de transit alimentaire n'ait pas été déterminé (+), ce fait semble indiquer une baisse de la prise de nourriture qui pourrait correspondre à la baisse d'activité notée entre 14 et 16 heures. Les comptages de fèces effectués le matin à 7 heures indiquent un léger transit alimentaire au cours de la nuit (de l'ordre de 3 fèces) à mettre en relation avec une activité de prise de nourriture au moment de la phase crépusculaire d'activité locomotrice (figure 46).

3. Discussion

a. Corrélation entre l'activité locomotrice et tendance au vol

Utilisant la technique actographique pour obtenir des informations sur le déclenchement du vol chez le criquet migrateur dans sa phase solitaire, on pouvait penser que le moment des envols devait être précédé d'une augmentation de l'activité générale de l'insecte ou, qu'au moment où des envols se produisent dans la nature, l'activité locomotrice devait constituer une activité de substitution en cage et permettre de marquer malgré tout l'heure la plus favorable aux envols. On doit cependant noter au vu de l'analyse de nos résultats (et en particulier de l'étude de l'évolution de l'activité locomotrice avec l'âge) et de leur confrontation avec les données disponibles sur l'évolution de la tendance au vol, que cette dernière et la marche constituent deux aspects du comportement assez fréquemment nettement dissociés. En effet :

— L'activité locomotrice s'arrête quelques jours avant la mue et reprend dès le deuxième jour de la vie imaginale alors que l'insecte a encore des téguments mous. Nos résultats sont en accord avec ceux de ELLIS (1951) qui montre que la tendance à la marche passe par un minimum avant et après la mue chez les larves de *Locusta migratoria migratorioides* R.&F. Il y a donc reprise de l'activité locomotrice après la mue, bien avant que l'adulte soit capable de voler.

— La journée précédant une ponte est marquée par une recrudescence de l'activité locomotrice alors que la tendance au vol passe par un minimum à ce moment (MICHEL, 1970, sur *Schistocerca gregaria* FORSK.).

(+) Rappelons que PORAS (1971) au Mali sur *Locusta migratoria migratorioides* R. & F., trouve un temps de transit alimentaire variant entre 45 et 60 minutes à 36 degrés en fonction de la plante consommée.



Figure 46. Evolutions comparées du rythme d'émission des fèces (F) et du rythme de l'activité locomotrice (UA).

UA unités d'activité locomotrice

F nombre de fèces (cumul depuis 7 heures)

T température de l'air au voisinage des insectes expérimentés (degrés Celsius).

NB. Ce graphique représente la moyenne de 23 courbes individuelles journalières.

— D'après FARROW (1972) l'envol chez le criquet migrateur africain aurait lieu brusquement sans augmentation préalable de l'activité générale (ce qui pourrait en particulier expliquer les résultats négatifs de nos mesures de terrain, bien que ces dernières tendent à exprimer l'excitabilité de l'insecte et non son activité réelle).

Activité ambulatoire et activité de vol ne sont pas obligatoirement liés et apparaissent au contraire, dans certains cas, comme deux comportements antagonistes. Il faut cependant remarquer que FARROW n'apporte aucune démonstration expérimentale de l'absence de relation entre activité générale et vol, que par ailleurs en cage, puisqu'il ne peut y avoir consommation de l'acte naturel (l'envol), il y a — ainsi que nous le signalions plus haut — possibilité d'apparition d'un acte de substitution sous forme d'une période supplémentaire d'activité locomotrice. Nous verrons effectivement plus loin qu'un certain nombre d'indices permettent d'utiliser les résultats obtenus ici pour éclaircir le problème de l'envol chez les solitaires.

b. Profil journalier de l'activité locomotrice et variabilité

L'étude des profils journaliers moyens des individus testés en isolement montre que l'alternance lumière-obscurité constitue le premier synchronisateur du rythme de l'activité locomotrice du criquet migrateur. Cette activité est essentiellement diurne. Nos résultats sont en accord avec ceux des rares auteurs ayant étudié cette question au laboratoire : EDNEY (1937), CLOUDSEY-THOMPSON (1953), STRONG (1968) sur *Locusta migratoria migratorioides* R.&F. et NICOLAS (1972) sur *Locusta migratoria cinerascens* FAB. Dans la nature les données précises sur l'activité locomotrice des solitaires sont inexistantes en raison des difficultés d'observation des populations dispersées. Nos résultats obtenus en conditions semi-naturelles sur des individus sauvages, constituent donc une première approche de l'étude du rythme naturel de l'insecte. Il faut remarquer que nous n'observons pas ici le pic très intense noté à l'aube par CLOUDSEY-THOMPSON et STRONG et que le pic d'activité au milieu de la période d'éclairement est ici plus prononcé que celui constaté par NICOLAS (l.c.). Il semble cependant que l'on puisse conclure de l'ensemble des observations que le rythme bimodal avec deux phases d'activité — l'une au milieu de la période d'éclairement, l'autre au crépuscule — est caractéristique des individus élevés en isolement. Ainsi que le fait remarquer ELLIS (1951), cette marche doit correspondre à une activité spontanée faisant partie du comportement normal des larves et des adultes de *Locusta* et contribuant à leur dispersion naturelle. Les phénomènes de bordure sur les stations ainsi qu'une partie des déplacements intra-stationnels doivent correspondre à cette activité spontanée de l'insecte.

D'après NICOLAS (l.c.) le rythme bimodal serait également caractéristique des individus grégaires, l'amplitude seule étant plus importante chez ces derniers. Notons cependant que ces individus ont toujours été testés en isolement ; nous verrons plus loin l'importance de cette remarque. De plus, les individus testés par cet auteur ont été soumis au jeûne forcé pendant vingt quatre heures ce qui pourrait expliquer l'augmentation progressive de l'activité pendant l'héméropériode. Cette augmentation serait à rapprocher de l'effet dynamogène induit par la substitution de graminées sèches aux graminées turgescentes. Au contraire, dans les essais effectués ici, le criquet avait toujours une réserve d'aliments frais suffisante pour satisfaire ses besoins nutritionnels de jour comme de nuit.

Par ailleurs il convient de remarquer que le confinement dans une enceinte réduite, même s'il laisse la place à une activité de substitution, n'en demeure pas moins susceptible de modifier le comportement et d'influer dans une certaine mesure sur le rythme d'activité. Ce dernier, ainsi que l'amplitude de l'activité locomotrice, peuvent être perturbés par des modifications d'ordre physiologique (jeûne, gravidité et groupement ainsi que nous le verrons plus loin). Mais de telles modifications surviennent également d'une manière apparemment aléatoire au cours de la vie imaginaire. En effet, l'étude des enregistrements journaliers révèle une importante varia-

bilité individuelle concernant aussi bien l'amplitude que la répartition de l'activité au cours du nyctémère. L'amplitude des maximums d'activité reste très variable d'un individu à l'autre et pour un même individu d'un jour à l'autre, dans des conditions thermohydriques sensiblement identiques. De même par rapport au rythme moyen (déterminé pour l'ensemble des individus testés), chaque individu est susceptible de présenter des variations assez importantes, pouvant caractériser son rythme normal moyen ou seulement celui de certaines périodes de sa vie. Ainsi à Beloha, alors que le profil moyen d'activité est caractérisé par une courbe bimodale, certains individus présentent un profil moyen typiquement unimodal. Ceci est observé alors que d'autres individus, expérimentés en même temps dans les mêmes conditions, présentent un profil d'activité normal. Certaines de ces modifications dans la répartition journalière de l'activité peuvent apparaître en fonction des variations de divers facteurs physiologiques, mais il en est d'autres qui demeurent inexplicables et sont probablement redevables d'un déterminisme endogène. C'est ainsi qu'à Beloha et Lavanono, au niveau des courbes individuelles journalières, 62 % sont à rattacher à un profil bimodal typique, 23 % présentent un profil unimodal et 14 % correspondent à des cas difficilement interprétables du fait de l'amplitude trop faible. A Betioky, 68 % des enregistrements journaliers sont de type unimodal, 13 % bimodal et 19 % atypiques. Il faut souligner que dans le cas des courbes bimodales enregistrées à Betioky, le deuxième pic d'activité n'est pas forcément crépusculaire ; il peut apparaître en pleine nuit. Quelques individus réagissent certains soirs au coucher du soleil en effectuant un saut violent ; ce fait n'a pu être mis en relation avec aucun élément du milieu mais il semble probable qu'il s'agissait alors d'une tentative d'envol.

En définitive, il reste difficile d'établir ce qui ressort d'une variabilité intrinsèque caractéristique de tous les rythmes animaux (BUNNING, 1964) de ce qui est redevable de modifications physiologiques profondes difficilement décelables sur le terrain. Quoi qu'il en soit, variabilité intrinsèque ou modifications physiologiques, l'amplitude aussi bien que le rythme sont affectés ce qui s'oppose aux conclusions de DUMORTIER (1970) puisque selon cet auteur, l'hyperactivité ne retentirait pas sur le rythme lui-même mais seulement sur la quantité d'activité. Notons enfin que cette grande hétérogénéité des populations solitaires naturelles semble devoir être mise en relation avec le fait que les individus solitaires ne s'envolent pas ensemble mais de façon aussi très hétérogène.

c. Influence du groupement

Alors qu'à Betioky le profil journalier de l'activité locomotrice ne présente qu'un seul maximum vers 15 heures, les imagos expérimentés à Beloha et Lavanono sont caractérisés par un profil moyen présentant deux maximums, l'un à 12 heures, l'autre à 18 heures. Si l'on recherche la cause de cette différence, on constate qu'il est impossible de l'expliquer par l'un quelconque des paramètres étudiés : température, amplitudes thermiques, humidité relative, photopériode, conditions alimentaires. Le matériel biologique testé est comparable dans les trois cas et constitué d'imagos typiquement solitaires du point de vue anatomique et morphologique, provenant de populations sauvages dont la densité n'excédait pas 150 imagos par hectare. La seule différence que l'on ait pu retenir concerne l'environnement. En effet, à Beloha et Lavanono, les expériences sont conduites dans une salle où cinq imagos au maximum (plus généralement un ou deux) sont présents en même temps. Au contraire, à Betioky, les actographes sont disposés dans un vaste insectarium à proximité immédiate de nombreuses cages d'élevage ; au total la salle peut renfermer en même temps, en élevages par couple, plus d'une centaine d'imagos.

Ainsi les conditions expérimentales apparaissent très différentes entre Betioky d'une part, Beloha et Lavanono d'autre part. Elles pourraient permettre de rendre compte des différences observées dans le rythme de l'activité locomotrice. Les excitations mutuelles (stridulations, phéromones) modifieraient le comportement en

masquant le rythme d'activité de base imprimé par la photopériode.

La disparition de la période d'activité crépusculaire dès que les solitaires sont groupés est confirmé en cage sur le terrain (LAUNOIS, c.p.). Quelques dizaines d'ailés prélevés dans la nature, mis en élevage dans une enceinte de dimensions vastes (1 x 1 x 1 mètre) du mois de mars au mois de mai, soit pendant la période de transition saison chaude - saison fraîche, ne manifestent pas d'activité particulière après le coucher du soleil (la détection des sauts et des vols se fait par le son, les parois de la cage étant en grillage métallique). Quelques tests d'activité ont été fait sur des larves et des adultes *transiens* (groupement des parents et de la descendance) «isolés» cependant pour les besoins de l'actographie. Les courbes d'activité sont de type unimodal et ne présentent pas de différences fondamentales avec celles des solitaires testés simultanément à Betioky. Deux adultes *transiens* testés à Lavanono en isolement complet présentent un profil bimodal identique à celui des solitaires expérimentés dans les mêmes conditions.

Au laboratoire NICOLAS (1972) sur *Locusta migratoria cinerascens* FAB., observe un profil d'activité locomotrice bimodal aussi bien chez les solitaires que chez les grégaires, les individus des deux phases étant testés en isolement.

Il est particulièrement intéressant de rapprocher ces faits des conclusions formulées par NORRIS (1962) et MICHEL (1970) dans le cas du criquet pèlerin. Pour ces auteurs le fait de s'envoler à la tombée du jour serait une manifestation normale du comportement des acridiens solitaires, comportement masqué chez les sujets grégaires, les stimulations mutuelles entre congénères les obligeant à voler pendant la journée. Dans le cas présent, il apparaît que le groupement modifie le rythme d'activité locomotrice des individus solitaires et leur impose un rythme calqué sur le cycle thermique, c'est à dire en définitive sur l'évolution journalière de l'intensité de la stimulation mutuelle. **On a là une démonstration de la grande sensibilité des individus solitaires aux effets du groupement et la première manifestation d'un phénomène phasaire.** Il convient à ce sujet de ne pas oublier que dans les foyers de grégatisation de la bordure côtière Sud-Ouest de Madagascar, les pullulations du criquet migrateur se produisent à la suite d'une forte densation d'imago allochtones solitaires (de la R2 en particulier) sur des surfaces réduites et fermées. Ce phénomène doit alors avoir pour première conséquence une modification du comportement des populations solitaires.

On ne peut d'autre part s'empêcher de mettre en parallèle la phase d'activité locomotrice crépusculaire, le fait que les imago solitaires sont supposés voler à cette période de la journée et la disparition de ces deux phénomènes par effet de groupement. Chez le criquet pèlerin, on sait également que le vol est inhibé par la lumière chez les individus isolés et ne peut s'exprimer qu'après établissement de l'obscurité (MICHEL, 1972). Enfin alors que la phase diurne d'activité locomotrice correspond essentiellement à une recherche de nourriture ainsi que le montre l'étude du rythme d'émission des fèces, on peut s'interroger sur l'intérêt de la phase crépusculaire d'activité et il est tentant, au vu de toutes les considérations précédentes, d'en faire **une phase de dispersion par vol** (s'exprimant en cage sous forme d'une activité locomotrice de substitution).

Remarquons pour terminer que le fait de savoir si les populations solitaires volent de jour ou de nuit apparaît comme un faux problème puisque seul le groupement et non le caractère phasaire interviendrait dans le déterminisme du rythme de l'activité de vol. Des populations solitaires à tout point de vue pouvant brusquement par un effet de densation, voir leur comportement se modifier et devenir aptes à voler de jour, les stimulations mutuelles entre congénères supprimant l'inhibition due à l'éclairement. Les variations phasaires de la tendance au vol (MICHEL, 1972) sont certainement susceptibles de moduler cet effet sans pour autant le changer profondément comme semblent le montrer les résultats de NICOLAS (1972) et nos quelques tests sur des *transiens* isolés ou groupés. On aurait là l'explication des observations parfois contradictoires, signalées plus haut, concernant le vol des solitaires. On rejoint par

ailleurs les conclusions de MICHEL (l.c.), sur *Schistocerca gregaria* FORSK., pour qui la faculté de se déplacer en vol de jour, nécessitant une tendance au vol relativement importante, serait un effet secondaire du groupe. Le fait de vivre dans des conditions de grande densité favorisant les inter-stimuli et modifiant l'état interne des criquets.

d. Influence du jeûne ou de l'état gravide

Une très importante augmentation de l'activité locomotrice est observée quand les imagos sont placés dans de mauvaises conditions alimentaires ou quand les femelles sont prêtes à pondre. Un effet semblable est signalé par ODHIAMBO (1966) chez *Schistocerca gregaria* FORSK. et par ELLIS et HOYLE (1954) chez *Locusta migratoria migratorioides* R.&F. Ces auteurs montrent, en laboratoire, une augmentation de l'activité locomotrice sous l'influence du jeûne. Cet effet est observé dans les conditions de terrain chez *Locusta migratoria capito* SAUSS. chez qui l'on a montré que l'introduction des imagos dans un milieu défavorable, incompatible avec les exigences hydriques de l'insecte, entraîne une augmentation du pouvoir de dispersion (LECOQ, 1972a). Toujours chez le Criquet migrateur malgache LAUNOIS (1972a) observe au moment de la ponte une dispersion des femelles à mettre en relation avec la recherche d'un lieu propice au dépôt de l'oothèque. Chez d'autres groupes d'insectes les pucerons notamment, l'action du jeûne sur l'activité locomotrice a également été démontrée (BROADBENT, 1949). Il est à noter que le groupement, la température, le vent ont également une action sur l'activité locomotrice. PHIPPS (1963) a montré que ces facteurs entraînaient, chez les larves de stade 4 du Criquet migrateur africain une augmentation du temps passé à la marche.

L'intérêt de cet effet dynamogène pour la survie de l'espèce est évident puisqu'il va permettre dans la nature de hâter la découverte d'un lieu propice à la ponte ou à la prise de nourriture en augmentant la tendance naturelle à la dispersion. Cette augmentation de l'activité se manifeste-t-elle uniquement sous forme de marche ou bien le vol peut-il également intervenir ? Le cas du jeûne doit être dissocié de celui de la gravidité. MICHEL (1972) a montré que cette dernière, chez *Schistocerca gregaria* FORSK., correspond à une baisse de l'aptitude au vol et il est probable que l'augmentation de l'activité locomotrice observée en actographe se manifeste sous la même forme dans la nature. Par contre dans un biotope desséché l'adulte va vraisemblablement réagir par une augmentation de l'activité de vol, à condition que l'effet du jeûne se situe à un moment où la tendance au vol est maximale. Il est à remarquer que divers observateurs signalent une coïncidence entre les départs des acridiens, aussi bien *Locusta migratoria* L. que *Schistocerca gregaria*, *Aiolopus thalassimus*,... et la sécheresse des plantes (ZOLOTAREVSKY, 1933 ; RUNGS, 1938 ; RAMCHANDRA RAO, 1936, 1942 ; VOLKONSKY, 1942 ; DAVEY, 1959 ; KENNEDY, 1951). Il en est de même chez bien d'autres insectes ; citons par exemple le charançon *Hyperica posita* (PROKOPY et GYRISCO, 1965) et de nombreux lépidoptères (TUTT, 1889 ; FLETCHER, 1925, 1929). Sur le terrain l'effet de jeûne provoqué par la dessiccation des graminées alimentaires va s'ajouter à celui de la sécheresse. Il est à remarquer cependant, ainsi que nous l'avons déjà signalé, que la sécheresse des plantes à elle seule ne suffit pas à expliquer les départs de populations dont la fréquence est étroitement liée à celle des pluies. C'est avant tout du facteur pluviométrique que dépend la stabilité de la population. Une longue absence de pluies va entraîner la réduction de la végétation à l'état de chaume et simplement accentuer l'état déjà défavorable du milieu.

La connaissance des mécanismes physiologiques concernés dans ces effets dynamogènes est encore incomplète. Il semble que le jeûne entraîne successivement une déplétion du tube digestif, une réaction d'appétance, un abaissement des seuils d'activité, facilitant ainsi la prospection du milieu et la découverte de la plante hôte. Parallèlement ces phénomènes doivent être favorisés, aussi bien dans le cas du jeûne que de la gravidité par des modifications de l'activité endocrine (JOLLY, 1949 ;

HIGHNAM, 1962) et l'apparition d'un déséquilibre ionique au niveau de l'hémolymph (HOYLE, 1954 ; DADD, 1963 ; MADRELL, 1971).

CONCLUSIONS

Les départs des populations solitaires du Criquet migrateur malgache apparaissent comme une réponse directe de l'insecte à l'adversité des conditions climatiques. La coïncidence régulièrement observée au cours des saisons 1971/72 et 1972/73 entre le bilan pluviométrique et le bilan des déplacements permet d'attribuer un rôle essentiel aux précipitations dans le déterminisme des départs.

La théorie de l'optimum pluviométrique de LAUNOIS (1974a) est vérifiée à l'échelon local et trouve sa justification dans une étude du comportement des populations solitaires sur les stations. Cette analyse menée sur 62 populations allochtones et 6 populations autochtones permet de définir les réactions des adultes en fonction des variations des facteurs du milieu et révèle l'action des pluies sur la sédentarisation des imagos.

Les précipitations modifient le milieu dans un sens favorable pour l'acridien (et permettent donc sa sédentarisation sur la station) pendant un maximum de 5 jours en saison chaude, pour les biotopes de la plaine côtière de Lavanono. Les caractéristiques pédologiques du sol dans les différentes régions de l'île doivent évidemment faire varier sensiblement ce délai. Les pluies semblent devoir exercer leur action par l'intermédiaire de l'humidité de la couche superficielle du sol.

La mésophilie du Criquet migrateur malgache est confirmée et deux types de départs sont mis en évidence : les uns provoqués par l'excès de sécheresse, les autres par l'excès d'humidité. Les femelles semblent plus sensibles que les mâles aux modifications du milieu.

L'absence de choix de la station d'arrivée montre que les déplacements des populations s'effectuent en partie au hasard par un système d'essais et d'erreurs. La résultante de ce phénomène et de l'action des pluies sur la sédentarisation des imagos est une localisation maximale des populations au niveau de la zone écologiquement la plus favorable et qui correspond à l'intervalle des isohyètes mensuels 50-100 mm défini par LAUNOIS (1974a).

Sur le terrain, aucune modification significative de l'excitabilité des adultes sous l'action des modifications climatiques n'a cependant pu être mise en évidence.

Des enregistrements en conditions semi-naturelles faisant appel aux techniques actographiques ont permis de situer le seuil d'activité locomotrice au voisinage de 17°C. Dans la nature il apparaît qu'à partir de 25°C, au plus, le criquet migrateur n'est plus limité dans ses activités par le facteur thermique.

Les enregistrements actographiques ont également permis d'étudier le rythme journalier de l'activité locomotrice du criquet migrateur et de préciser les périodes pendant lesquelles la tendance au vol doit être maximale. Le rythme journalier de l'activité locomotrice chez les individus solitaires est fondamentalement de type bimodal, constitué d'une succession de deux périodes : la première, diurne, correspond aux activités de marche, de prise de nourriture et de reproduction ; la seconde crépusculaire, représente vraisemblablement le moment privilégié pour une éventuelle dispersion par vol sous l'action d'un milieu défavorable, c'est à dire principalement d'un dessèchement de la station 5 jours environ après une pluie de plus de 5 mm sur les biotopes de la plaine côtière.

La sécheresse des graminées alimentaires, longtemps invoquée pour expliquer les départs, se révèle tout à fait insuffisante. Le rôle essentiel est dévolu aux pluies et à l'humidité, de par la rapidité d'évolution de ces paramètres en climat semi-aride. L'effet de la dessiccation des plantes peut cependant venir s'ajouter, après un certain temps, à celui de l'absence de précipitations pour amplifier des départs de populations.

Le rythme journalier d'activité des individus solitaires semble assez labile. Il est affecté d'une grande variabilité individuelle et peut également être modifié sous l'action de divers facteurs de l'environnement. Le groupement en particulier provoque la disparition de la période crépusculaire. Il apparaît que les individus solitaires regroupés sur le terrain par l'intervention d'un facteur naturel de densation, peuvent voir leur comportement modifié et voler de jour.

Le tableau 15 constitue un essai de synthèses des inter-actions des facteurs du milieu et de la tendance au vol sur l'activité de dispersion du criquet migrateur solitaire. Il ressort de nos études que l'intensité de l'activité de dispersion varie essentiellement en relation avec les facteurs hydriques, densitaire et alimentaire. Décuplée sous l'influence de conditions défavorables, cette activité prendra des formes diverses (marche, vol diurne ou crépusculaire) en fonction de l'état interne du criquet et de l'intensité momentanée de la tendance au vol.

FACTEURS	Intensité de l'activité de dispersion	Mode d'expression de l'activité en fonction de la tendance au vol	
		Maximale	Minimale
HYGROTROPHIE	+	Vol crépusculaire	Marche
MESOTROPHIE	-	-	Marche
XEROTROPHIE	+	Vol crépusculaire	Marche
JÉÛNE	+	Vol diurne ?	Marche
GROUPEMENT	-	Vol diurne	Marche
GRAVIDITE	+		Marche
PONTE	-		-
MUE	-		-

Externes

Internes

++ augmentation de l'activité
de dispersion

- activité de dispersion
réduite

Tableau 15. Synthèse des inter-actions des facteurs du milieu (externe et interne) et de la
tendance au vol sur l'activité de dispersion et son mode d'expression chez le
Criquet migrateur malgache en phase solitaire.

CHAPITRE 4

CONDITIONS METEOROLOGIQUES ET DEPLACEMENTS DES SOLITAIRES

INTRODUCTION

Nous avons montré au chapitre précédent que les populations solitaires du Criquet migrateur malgache se déplacent par vol principalement en relation avec les modifications du milieu sous l'influence des conditions pluviométriques. Les déplacements à grande distance ne se font cependant pas entièrement au hasard et plusieurs facteurs, dont ceux qui relèvent des conditions météorologiques prises à l'échelle synoptique, interviennent pour les faciliter selon des directions privilégiées.

L'influence des conditions météorologiques sur les apports de populations solitaires est soupçonnée depuis assez longtemps chez le Criquet migrateur malgache. La coïncidence entre de fortes pluies orageuses et des augmentations de densité probablement d'origine allochtone est mentionnée dans de nombreux rapports d'archives et études de TETEFORT (1966b, 1971). Chez les grégaires le phénomène est bien connu et le rôle des conditions météorologiques sur les déplacements des essaims a fait l'objet de nombreuses études dont plus particulièrement celles de RAINEY (1951,...) sur les essaims du criquet du désert, *Schistocerca gregaria* FORSK. Les populations solitaires de cette espèce semblent d'ailleurs obéir aux mêmes lois (RAMCHANDRA RAO, 1936 ; RAINEY, 1951 ; BATHIA, 1939). Notre étude sur *Locusta migratoria capito* SAUSS. va nous montrer que celui-ci, dans sa phase solitaire, n'échappe pas au cours de ses déplacements par vols, à l'influence des principaux centres d'action climatiques.

Après un bref rappel de quelques notions élémentaires de météorologie, l'analyse des relations entre les périodes d'apports de populations sur la plaine de Lavanono et les situations météorologiques nous permettra de dégager l'influence de ces dernières sur les déplacements par vol des adultes solitaires du criquet migrateur. Nous caractériserons les différentes situations propices à des concentrations sur l'aire de grégatisation et agissant couramment sur les brassages de populations solitaires.

Une étude de l'évolution acridienne en début de saison des pluies, réalisée à l'aide de données d'archives disponibles depuis 1963, montrera l'importance et la fréquence des apports d'imagos de la première reproduction de saison chaude (R2). Elle permettra de dégager l'influence de situations météorologiques exceptionnelles, parfaitement caractérisées, sur ces concentrations massives d'adultes solitaires qui constituent un facteur potentiel de grégatisation.

A — RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS ELEMENTAIRES DE METEOROLOGIE

Le but de ce paragraphe est uniquement de fournir quelques éléments d'information nécessaires à une meilleure compréhension du texte. Pour de plus amples renseignements on se reportera aux ouvrages généraux de météorologie.

I — NOTION D'ECHELLE EN METEOROLOGIE (+)

A cause de la complexité et de l'incohérence apparente des phénomènes météorologiques, l'homme est incapable de saisir en même temps les grandes lignes et le détail des mouvements atmosphériques. C'est pourquoi la notion d'échelle est fondamentale.

(+) d'après J. LEPAS et G. ROCHE. Cours de Météorologie Générale, Tome II. Ecole de la Météorologie, Paris.

L'échelle la plus élevée qu'il soit possible d'adopter est celle de la **circulation générale**. On peut, à cette échelle, envisager les phénomènes météorologiques de deux points de vue différents :

- d'un point de vue moyen où l'on étudie, par l'intermédiaire de moyennes saisonnières ou annuelles, les grands traits permanents de l'écoulement de l'air à la surface de la terre.

- d'un point de vue instantané où l'on s'attache aux lignes essentielles de l'écoulement de l'air telles qu'un observateur placé à bord d'un satellite artificiel de la Terre les verrait, matérialisées par le déplacement des masses nuageuses les plus importantes.

Au dessous de l'échelle de la circulation générale se place l'**échelle synoptique**, à laquelle correspond un découpage de l'atmosphère en domaines élémentaires appelés particules synoptiques. La particule synoptique, dont les dimensions sont déterminées par la densité du réseau d'observation, est une sorte de galette très plate à base horizontale d'une centaine de kilomètres carrés de surface. La caractéristique la plus marquante de la particule synoptique consiste en son déplacement quasi-horizontale, aux accélérations faibles ou nulles. Cette caractéristique se comprend fort bien si l'on songe à la disproportion énorme qui existe entre le rayon de la terre et l'épaisseur de l'atmosphère météorologique et aux dimensions horizontales relativement grandes de la particule synoptique.

A l'intérieur d'une particule synoptique les différents paramètres dont dépend l'état de l'atmosphère sont évidemment partout les mêmes au même instant. Ces paramètres doivent être bien entendu mesurés avec des instruments adaptés à l'échelle synoptique ; c'est précisément le cas de l'exploitation courante où les données de pression de température, d'humidité et de vent sont à la fois assez précises pour atteindre l'échelle synoptique et assez adoucies pour ne pas être influencées par l'échelle inférieure.

A l'échelle inférieure, ou **échelle aérologique**, on s'aperçoit que la particule synoptique constitue un monde chaotique composé d'un grand nombre de microparticules auxquelles on donne le nom de particules aérologiques. Les particules aérologiques ont des dimensions de l'ordre de quelques dizaines de mètres ; elles peuvent être animées de mouvements désordonnés, tant verticaux qu'horizontaux, aux accélérations soudaines et fortes (turbulence d'origine mécanique ou convection thermique).

Des trois échelles ci-dessus, l'échelle synoptique est celle qui se prête le mieux à l'étude de l'atmosphère ; plus fine que l'échelle de la circulation générale qui laisse échapper beaucoup de phénomènes importants, elle présente, surtout si on la compare à l'échelle aérologique, suffisamment de simplifications pour être d'un emploi commode. Nous analyserons ici les phénomènes acridiens en relation avec les événements météorologiques aux échelles synoptique et de la circulation générale. Ces deux échelles sont les seules présentant suffisamment de possibilités de généralisation pour avoir un intérêt au point de vue prévention acridienne.

II — CIRCULATION GENERALE DE L'ATMOSPHERE ET TYPES DE TEMPS

La circulation générale de l'atmosphère est déterminée par la position des principaux centres d'action climatiques : hautes et basses pressions. Le vent souffle parallèlement aux isobares et dans l'hémisphère Sud tourne autour des dépressions (basses pressions) dans le sens des aiguilles d'une montre et autour des anticyclones (hautes pressions) en sens inverse. Les hautes pressions sont le centre de zones de divergence et les basses pressions de zones de convergence.

Les zones de convergence sont parcourues à la périphérie par des mouvements d'air horizontaux dont la rentrée est en excès sur la diffusion. La convergence dans les basses couches entraîne la divergence en altitude, c'est à dire l'ascension des masses d'air excédentaires puisque leur écoulement latéral n'est plus possible. Par ailleurs le rejet de l'air chaud en altitude aboutit à la formation de pluies. La convergence a entre autre comme conséquence d'augmenter la densité des particules de matière en

suspension dans les basses couches de l'atmosphère. Elle paraît pouvoir contribuer à accélérer le processus de grégarisation en rassemblant des populations acridiennes dispersées.

Bien que l'atmosphère ne présente jamais le même état il est possible de dégager certaines analogies et de définir ainsi des types de temps. Chacun est représenté par un ensemble de circonstances météorologiques caractéristiques et simultanées correspondant, dans une région donnée et à une époque donnée, soit à une certaine catégorie de masses d'air, soit au passage d'un certain type de perturbation. Pour Madagascar une classification du climat en types de temps a été réalisée par DUVERGE (1949). Elle nous servira de base pour la suite de notre étude. Elle comporte 8 types de temps principaux. Citons en particulier les types 1 et 2 caractérisant des régimes de vents alizés d'est, les types 5, 6 et 7 représentant diverses situations dépressionnaires de saison chaude, et le type 8 correspondant à l'influence directe d'un cyclone tropical sur l'Ile. Les principaux types de temps ayant une importance au point de vue acridien sont donnés dans l'annexe 1.

III — L'ECHELLE SYNOPTIQUE ET LES PERTURBATIONS DE LA CIRCULATION GENERALE

Dans le voisinage de la Grande Ile la circulation générale de l'atmosphère peut être modifiée principalement par le déplacement de la zone de convergence inter-tropicale, le passage d'un cyclone ou d'une perturbation frontale.

1. La zone de convergence inter-tropicale

Dans la zone équatoriale existe en permanence une ceinture de basses pressions constituant la zone de convergence inter-tropicale (ZCIT). Celle-ci subit des oscillations saisonnières, diurnes et intermédiaires (SAYER, 1962 ; HAUDECOEUR, 1965 ; SANSOM, 1965). A Madagascar pendant la saison chaude, en décembre et janvier, la ZCIT atteint en moyenne le nord de l'Ile. Elle peut cependant descendre jusqu'à la latitude de l'Extrême-Sud très temporairement. Dans ce couloir dépressionnaire le temps est généralement mauvais. La convergence qui s'y produit détermine des orages généralisés dès le début de l'après-midi.

2. Les cyclones tropicaux

Il s'agit de phénomènes tourbillonnaires de grande violence résultant du creusement d'une basse pression barométrique. Ils se forment dans l'Océan Indien essentiellement de décembre à février et peuvent provoquer, lors de leur passage sur l'Ile, des vents violents et des précipitations abondantes.

3. Les perturbations frontales

Poussées les unes vers les autres par des vents convergents, les masses d'air de température et de degré d'humidité différents ne se mélangent pas mais entrent « en conflit ». La surface idéale qui joue le rôle de frontière entre les deux masses d'air porte le nom de « surface frontale ». La ligne déterminée par l'intersection d'une surface frontale et du sol porte le nom de front, chaud ou froid selon la nature des masses d'air en présence et le sens du déplacement du front. Un front chaud est suivi à courte distance d'un front froid ; l'ensemble constitue une perturbation à laquelle sont associés un système nuageux et des précipitations.

L'Extrême-Sud de Madagascar peut être affecté par le passage de telles perturbations se déplaçant de l'ouest vers l'est et résultant de l'affrontement de masses d'air tropical et polaire.

B — SITUATIONS METEOROLOGIQUES FAVORABLES A DES APPORTS D'ADULTES SOLITAIRES SUR LA PLAINE DE LAVANONO

L'importance dans le transport et la concentration de nombreux insectes des zones de confluence des vents avec convergence (ou zones de convergence) ainsi que la relation fréquemment observée chez le Criquet migrateur malgache entre la pluviométrie et les augmentations brusques de densité sous l'influence vraisemblable d'apports allochtones, nous ont amené à une étude plus précise des liaisons devant exister entre ces apports et les situations météorologiques du moment.

I — METHODE

Sachant que sur Madagascar le régime des vents est assez régulier durant toute l'année nous avons recherché les accidents par rapport à la normale, en particulier les dépressions et perturbations importantes touchant le Sud-Ouest de l'Ile. L'examen des bulletins bio-météorologiques du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar (MULLER, 1971 ; DARNHOFFER, 1971, 1972, 1973) a permis un inventaire et une classification des principales périodes dépressionnaires ou perturbées ayant affecté la région de Lavanono entre décembre 1971 et mai 1973. La corrélation avec les périodes d'apports de populations solitaires a été effectuée en tenant compte des fenêtres d'incertitude encadrant la date probable des arrivées sur la plaine côtière. La caractérisation des situations météorologiques les plus favorables aux concentrations d'insectes sur l'Extrême-Sud de l'Ile a été possible grâce à l'étude des cartes synoptiques «Océan Indien» fournies par les Services Météorologiques Nationaux Français et Malgache. Ces situations ont été traitées à l'échelle de la circulation générale en utilisant la classification des types de temps selon DUVERGE (1949) et à l'échelle synoptique en considérant la nature du champ de pression et le passage d'éventuelles perturbations d'origine polaire dans un rayon de 10 km autour de Lavanono.

Il sera particulièrement important d'avoir présent à l'esprit lors de l'analyse des résultats que la date des apports n'est connue qu'à quelques jours près alors que la situation météorologique évolue très rapidement. On a donc été amené à ne considérer au cours de chaque période d'apports que la situation la plus favorable à des concentrations sur le Sud. Par ailleurs, les cartes de 12 heures TU (14 heures locales) étant seules disponibles, il a fallu considérer les possibilités d'évolution de la situation pendant ± 24 heures. Enfin la direction probable des vents en altitude a été établie à partir de l'étude des cartes types de DUVERGE pour le niveau 1500 mètres. On trouvera en annexe la classification des principaux types de temps selon DUVERGE et plus particulièrement ceux favorisant la création d'une zone de convergence sur l'Extrême-Sud de l'aire d'habitat de *Locusta* ; pour plus de détails sur les autres types de temps on pourra se reporter à l'ouvrage original de DUVERGE. Les cartes des trajectoires cycloniques pour les saisons 1971/72 et 1972/73 sont également fournies en fin d'ouvrage (annexe 2).

II — RESULTATS

1. Corrélation entre apports et pluviométrie locale

Si l'on calcule selon un procédé utilisé par HURST (1965) l'intervalle moyen séparant deux périodes pluvieuses affectant la bordure côtière Sud de Madagascar, on trouve 8,8 jours pour la période allant de décembre 1971 à juillet 1973. L'intervalle de temps moyen entre un apport intra-stationnel et la date de la dernière période pluvieuse est compris entre 4,8 et 6,8 jours : il n'y a donc aucune corrélation en moyenne entre ces deux phénomènes. Les déplacements intra-stationnels, sur de courtes distances, semblent indépendants de la situation météorologique et paraissent survenir, sinon au hasard, tout au moins en liaison avec des facteurs plus locaux que la création de zone

de convergence à l'échelle synoptique. Dans le détail cependant, sur 28 cas étudiés, 11 déplacements surviennent en dehors de toute période pluvieuse (à un intervalle moyen de 11,7 / 15,4 jours) alors que 17 suivent une dépression ou une perturbation à 0,4 / 1,3 jours. Cette coïncidence, pouvant être le fait du hasard pour plusieurs cas, montre malgré tout qu'un certain nombre de déplacements locaux peuvent être favorisés par des accidents au sein de la situation météorologique moyenne.

En ce qui concerne les apports inter-stationnels la liaison est par contre beaucoup plus nette et dans 17 cas sur 19 ces apports suivent la date d'influence sur le Sud d'une dépression ou d'une perturbation actives à 0,2 / 0,8 jours. Seuls deux apports de ce type sont situés à 9,5 / 11,0 jours de la plus proche période pluvieuse. Les apports inter-stationnels, correspondant à des déplacements de grande amplitude, sont donc liés, en général, au passage sur l'Extrême-Sud de situations météorologiques génératrices de pluies. Cette relation peut être illustrée par la figure 47 représentant les évolutions comparées de la densité des apports allochtones et de la pluviométrie au cours d'un apport inter-stationnel type calculé en faisant la moyenne des différents cas. On constate au cours de cette période d'apport type l'existence d'un pic de précipitations bien marqué correspondant à la date d'influence maximale de l'accident climatique (modification du champ de pression ou perturbation) sur le Sud. A partir de ce moment on note une augmentation de la densité des apports ; d'abord peu abondants on observe un maximum d'arrivées un à deux jours plus tard. Le pic d'arrivées est ensuite étalé sur plusieurs jours à cause principalement de l'incertitude sur la date précise des apports du fait de l'espacement des prospections généralement compris entre 2 et 5 jours.

La même représentation pour un apport intra-stationnel montre (figure 48) un pic de densité d'imagos allochtones beaucoup moins important, sans corrélation précise avec la pluviométrie ; cette dernière est assez faible, sans maximum net coïncidant avec les apports. Elle est régulièrement répartie avant, pendant et après les arrivées d'imagos allochtones.

Ainsi les déplacements inter-stationnels sont liés à des situations accompagnées de pluies sur l'Extrême-Sud, c'est à dire en définitive à des situations provoquant sur cette région la création d'une zone de confluence avec convergence des vents. En effet ce phénomène implique la formation de courants d'air ascendants, une condensation d'humidité et des précipitations sur la zone concernée. On est ainsi amené à rechercher les types de temps pouvant occasionner la création d'un tel phénomène sur la région de Lavanono. Une analyse comparée des apports et de la situation météorologique va nous permettre de les dégager naturellement.

2. Relation entre les conditions météorologiques et les périodes d'apports de populations solitaires

Le tableau 16 fournit un inventaire exhaustif des situations météorologiques ayant affecté le Sud-Ouest de la Grande Ile entre décembre 1971 et mai 1973. Ces situations sont classées selon la nomenclature de DUVERGE. On a, par ailleurs, indiqué la nature de la situation sur l'Extrême-Sud (champ de pression ou perturbation) ainsi que la quantité de précipitations enregistrée au pluviographe de Lavanono. La situation étant ainsi définie aux différentes échelles, nous avons mis en parallèle les apports de populations solitaires (inter et intra-stationnels) observés sur la plaine côtière au niveau des stations de Betindria et Ananademby. 62 situations météorologiques et 42 périodes d'apports ont été ainsi étudiées comparativement. La lecture du tableau 16 montre en particulier la fréquence des types de temps 6, 7 et 8 de DUVERGE au cours de la saison chaude, l'importance des précipitations qui leur sont en général associées et la liaison entre ces types de temps et les apports inter-stationnels. Les types de temps 1 et 2 sont au contraire plus fréquents en saison fraîche et liés essentiellement à des apports intra-stationnels. Sur les 62 situations

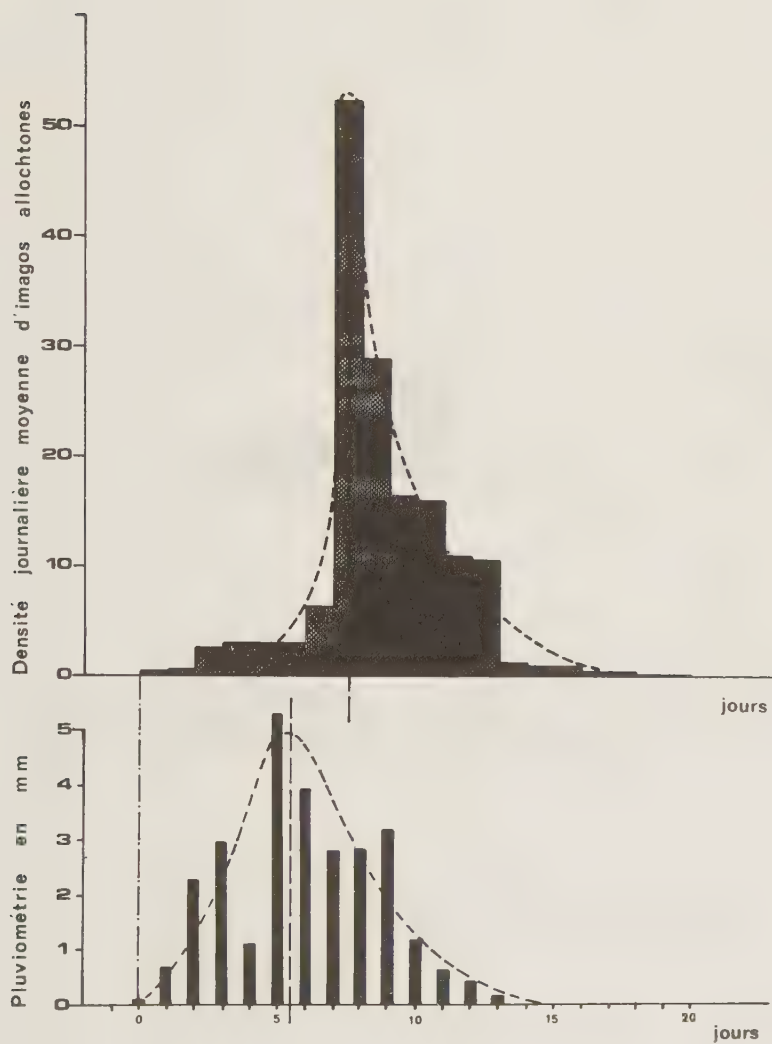


Figure 47. Evolutions comparées de la pluviométrie et de la densité des apports à caractère inter-stationnel. Moyenne de 16 cas.

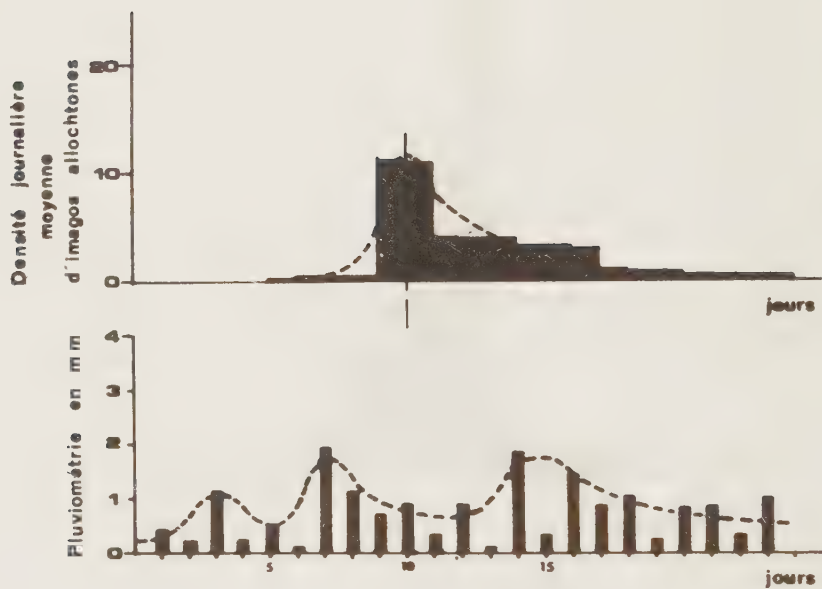


Figure 48. Evolutions comparées de la pluviométrie et de la densité des apports à caractère intra-stationnel. Moyenne de 24 cas.

Tableau 16a. Relation entre la situation météorologique sur l'extrême sud de Madagascar et les apports de populations solitaires du criquet migrateur observés sur la plaine de Lavanono (décembre 1971 à mai 1972).

N°	Précipitations sur Lavanono		Champs de pression et perturbations		Types de temps	Apports		
	Dates	mm	Type	Dates		N°	Type	Dates
1	30/11 1/12	20.8 11.0	Dépression	30/11-1/12	VI b	1	I	2-8/12
2	20/12 21/12 22/12 23/12 24/12 25/12	0.6 3.5 28.9 12.0 1.4 8.6	C.T. AGNES	20-25/12	VIII	2	I	23-26/12
3	-	-	-	-	I a	3	I	3-4/1
4	11/1	1.0	?	?	?	4	I	12/1
5	26/1	1.0	FF	24-26/1	I c	5	S	25-26/1
6	8/2 9/2 12/2	10.5 42.0 3.2	C.T. CAROLINE	3-14/2	VIIc	6	I	1-7/2
7	-	-	C.T. EUGENIE	11-22/2	VIII	-	-	-
8	26/2 27/2 29/2 1/3	4.5 33.2 3.2 0.4	FIT D	24/2-1/3	VII c VI b	8 9	I I	24-29/2 2/3
9	8/3 9/3 10/3 11/3 12/3	0.6 0.8 10.6 0 2.3	C.T. HERMIONE	2-12/3	VIII	-	-	-
10	13/3 14/3 15/3	0.3 0.5 1.9	FIT	13-16/3	VII b	10	I	14/3
11	-	-	-	-	I a	11	S	17-21/3
12	-	-	-	-	I a	12	S	27/3-3/4
13	-	-	-	-	I a	12a	S	5-6/4
14	20/4	0.9	-	-	I a	-	-	-
15	1/5	21.1	?	?	?	-	-	-
16	-	-	-	-	I a	13	S	10-11/5
17	16/5	18.4	FF	15-18/5	I c	13a	S	15-16/5
18	25/5	3.7	?	?	?	-	-	-
19	31/5	2.0	?	?	?	-	-	-

C.T. cyclone tropical
FF front froid
FIT descente de la zone de convergence inter-tropicale sur le sud de l'Ile

D dépression
TW thalweg

Types de temps : classification de DUVERGE
I apport inter-stationnel
S apport stationnel

? absence de données

Tableau 16b. Relation entre la situation météorologique sur l'extrême sud de Madagascar et les apports de populations solitaires du criquet migrateur observés sur la plaine de Lavanono (juin à décembre 1972).

	N°	Précipitations sur Lavanono		Champs de pression et perturbations		Types de temps	Apports		
		Dates	mm	Type	Dates		N°	Type	Date
Juin 1972	20	2/6	7.2	D + FF	1-12/6	?	-	-	-
		3/6	14.4						
		7/6	6.3						
		8/6	8.1						
9/6		9.7							
	11/6	1.7							
	21	16/6	1.3	FF	16/6	II c	-	-	-
	22	27/6	0.7	FF	27-29/6	II c	14	S	28/6
		28/6	0.5						
Juillet 1972	23	1/7	4.1	FF	1/7	II c	-	-	-
	24	-	-	-	-	I a	15	S	5-9/7
	25	12/7	2.6	FF	12/7	II c	-	-	-
	26	20/7	1.4	FF	20/7	II c	-	-	-
	27	23/7	4.3	FF	23/7	II c	16	S	21-27/7
	28	29/7	2.3	FF	29/7	II c	-	-	-
Août 1972	29	6/8	3.6	FF	6-8/8	II c	-	-	-
		7/8	3.1						
		8/8	7.5						
	30	-	-	-	-	I a	17	S	9-24/8
Septembre 1972	31	5/9	17.2	FF	5-8/9	II c	18	I	7-11/9
		6/9	16.7						
		7/9	4.5						
		7/9	4.5						
		32	15/9	0.6	-	-	I a	19	S
	33	19/9	2.4	-	-	I a	19a	S	20-22/9
	34	-	-	-	-	I a	20	S	29/9-5/10
Octobre	35	7/10	8.0	FF	7-9/10	I c	21	S	9/10
	36	13/10	2.2	D + FF	13-19/10	V d	22	S	16-17/10
		14/10	16.0						
19/10		5.7							
	37	24/10	2.9	?	?	?	23	S	25-26/10
		25/10	1.7						
Novembre	38	12/11	16.6	D	12-14/11	VI a	24	S	13-14/11
		13/11	13.8						
		14/11	4.0						
		14/11	4.0						
		39	18/11	10.0	D + TW	18-22/11	VII c	25	I
19/11	58.8								
20/11	31.8								
21/11	5.8								
22/11	17.8								
Décembre 1972	40	-	-	?	?	?	26	I	5-6/12
	41	-	-	FIT	15-22/12	VII b	27	S	19-20/12
		-	-						

Tableau 16c. Relation entre la situation météorologique sur l'extrême sud de Madagascar et les apports de populations solitaires du criquet migrateur observés sur la plaine de Lavanono (janvier à mai 1973).

	N°	Précipitations		Champs de pression et perturbations		Types de temps	Apports		
		Dates	mm	Type	Dates		N°	Type	Dates
er	42	-	-	C.T. CHARLOTTE + TW	4-8/1	VII c	28	I	5-7/1
	43	10/1 11/1 12/1	4.7 31.5 0	C.T. DOROTHEE	10-12/1	VIII	-	-	-
	44	17/1	2.9	D + FF	17/1	VI c	29	I	16-18/1
	45	25/1	-	TW	17/1	VII c	30	I	24-28/1
er	46	30/1 31/1	15.5 2.2	C.T. HORTENSE	30-31/1	VIII	-	-	-
	47	1/2 2/2 4/2	1.7 6.2 5.2	FIT + FF	1-5/2	VII c	31	I	2-7/2
	48	-	-	TW + FF	11-13/2	VII c	32	I	13/2
	49	21/2	t	D + FF	18-22/2	VI d	33	S	19-20/2
	50	-	-	-	-	I a	33a	S	22-26/2
	51	-	-	-	-	I a	33b	S	23-28/2
	52	-	-	D	3/3	VI a	34	S	1-4/3
	53	12/3 13/3 14/3	1.6 1.0 0.3	D	12/3	VI b	35	I	14/3
	54	-	-	-	-	I a	36	S	27-30/3
	55	-	-	-	-	I a	36a	S	28-30/3
	56	-	-	-	-	I a	36b	S	2-3/4
	57	9/4 10/4 11/4	2.8 3.0 17.6	D + FF	6-12/4	VI b	37	I	10/4
	58	21/4	3.2	-	-	?	-	-	-
	59	6/5 7/5	19.4 8.9	FF	6-7/5	I c	-	-	-
	60	-	-	-	-	I a	38	S	8-10/5
	61	11/5	9.9	FF	11/5	I c	38a	S	11-14/5
	62	19/5 20/5	16.4 3.9	FF	19-20/5	I c	-	-	-

météorologiques étudiées 48 sont dépressionnaires ou perturbées et 42 ont été accompagnées de pluies sur la plaine côtière. Par ailleurs sur les 42 périodes d'apports 17 se sont effectuées en dehors de toutes précipitations. Il apparaît nettement que la pluviométrie n'est pas le facteur essentiel des apports mais bien la situation à l'échelle synoptique et plus spécialement les situations favorisant une convergence sur le Sud. Un flux de nord-nord-est peut alors drainer les insectes de l'ensemble de l'aire d'habitat et les concentrer à la pointe Sud de la Grande Ile.

Le tableau 17 fournit une synthèse au tableau 16 et classe les apports selon leur nature et en fonction de la situation météorologique les ayant accompagnés. Les apports inter-stationnels sont essentiellement associés aux types de temps 6b et 7c, c'est à dire ceux pour lesquels la convergence sur le Sud est maximale (cf. figures e et f, annexe 1). Un cas, le n° 2 en décembre 1971, est particulièrement important. Cet apport est noté dans une situation de type 8, lors du passage sur l'Ile du cyclone tropical AGNES. Deux apports inter-stationnels sont notés avec des types de temps 7b et 6c pour lesquels la convergence sur le Sud est moindre. Un apport est observé dans une situation de type 2c, c'est à dire en régime d'alizé faible associé à un passage de front froid sur le Sud ; les déplacements dans ce cas peuvent être favorisés par les phénomènes de convergence locale associés à la dépression frontale. Enfin un seul apport inter-stationnel est noté en régime d'alizé (type 1a) et seuls les phénomènes de brise de terre ont alors pu permettre un tel déplacement. Un certain nombre de situations de type 2c et 8 ne sont pas accompagnées d'apports. Il faut noter à ce propos que si chaque situation type est favorable à une convergence sur une région donnée, chaque cas est particulier ; les variations sont nombreuses et la zone de convergence peut passer plus ou moins près de la bordure côtière. Par ailleurs, dans le cas des types de temps n°8, la création d'une zone de convergence sur le Sud est étroitement liée à la trajectoire du cyclone. Celles-ci sont extrêmement diverses et, en fait, les types favorables sont assez rares.

Les apports intra-stationnels se produisent dans l'ensemble avec des situations de type 1, c'est à dire en régime d'alizé (type 1a : 54 %). Ces déplacements locaux doivent alors s'effectuer dans la direction des alizés, ou grâce au régime de brise de terre qui s'établit assez fréquemment au crépuscule et peut permettre des remaniements locaux sur de faibles distances, au maximum sur 30 à 40 km à l'intérieur des terres. Des apports intra-stationnels sont également notés dans des situations de type 1c et 2c lors du passage de fronts froids polaires (18 %) ainsi que dans des situations de type 5d et 6d pour lesquelles seuls des mouvements locaux sont possibles du fait de la direction générale des vents qui ne pourraient favoriser que des apports venant du sud-est, c'est à dire de la mer ! Enfin trois cas sont observés dans des situations de type 6a et 7b qui auraient pu favoriser éventuellement des déplacements sur de plus grandes distances.

Il est à remarquer que les situations favorisant les apports inter-stationnels sur le Sud sont également celles qui provoquent des pluies abondantes dont une des conséquences est d'entraîner un dépassement de l'optimum pluviométrique vers le nord de l'aire d'habitat et une pluviométrie plus adéquate vers le sud. Dans le nord les adultes sont alors placés dans un milieu défavorable. Ils prennent leur envol et sont drainés vers le sud à la faveur des vents accompagnant la situation responsable des pluies et provoquant une convergence au voisinage de la plaine côtière de Lavanono. Les pluies faibles sont au contraire liées, en général, à des situations dépressionnaires ou perturbées peu actives, pour lesquelles il n'y a pas de convergence sur le Sud. Certaines pluies de 1 à 2 mm peuvent même survenir occasionnellement en régime d'alizé. Dans toutes ces situations seuls des apports intra-stationnels sont possibles. On comprend alors la relation précédemment signalée entre l'abondance des précipitations et la nature intra-stationnelle ou inter-stationnelle du déplacement. Il s'agit en fait d'une coïncidence, valable en moyenne, mais nullement obligatoire. Dans l'ensemble la présence d'une zone de convergence intervient en premier lieu. Il se trouve que la probabilité pour que cette condition se réalise est plus forte à l'acmé de la saison chaude.

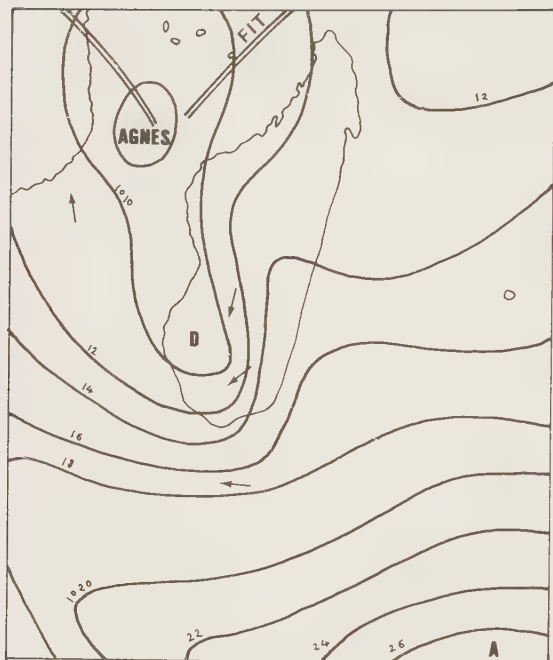
Types de temps

	8	7			6			5			4	3	2			1			?
		(c)	b	a	d	c	b	a	d	c			d	(c)	b	a	d	(c)	
I	2	8 25 28 30 31 32 6.7	10				29	1 9 35 37					18						3 28 4
S			27		33			24 34	22 22a				14			5 21 16 33a 38a 13a 33b 36a 38	11 12a 15 19 20 33a 36a 38	12 13 17 19a 33a 36b	23
-	4												5				2	1	5

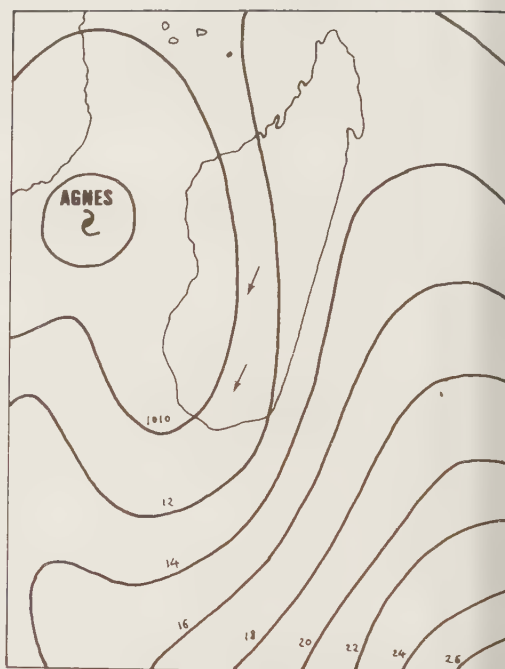
Types d'apports

1 à 8 Types de temps (classification de DUVERGÉ, 1949)

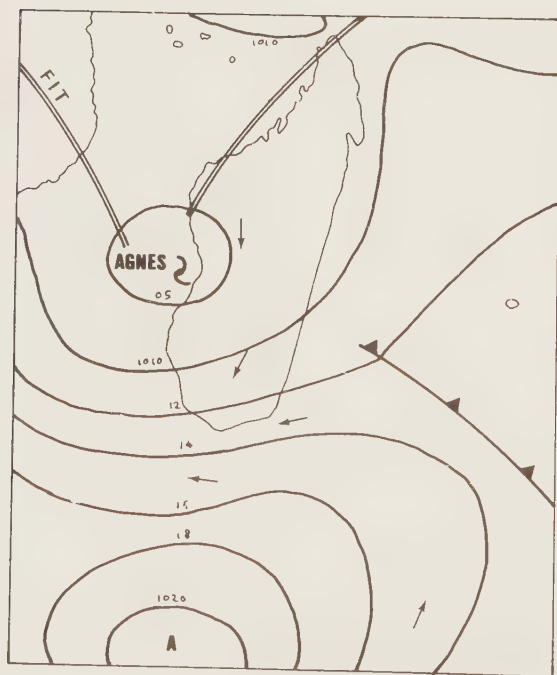
- I Apports à caractère inter-stationnel
 - S Apports à caractère intra-stationnel
 - Situation ayant intéressé l'Extrême-Sud (avec précipitations) sans avoir été accompagnée d'apports
 - ? Cas douteux
- Les cercles signalent les situations pour lesquelles on trouve sur l'Extrême-Sud de la Grande Ile un phénomène de confluence des vents avec convergence.



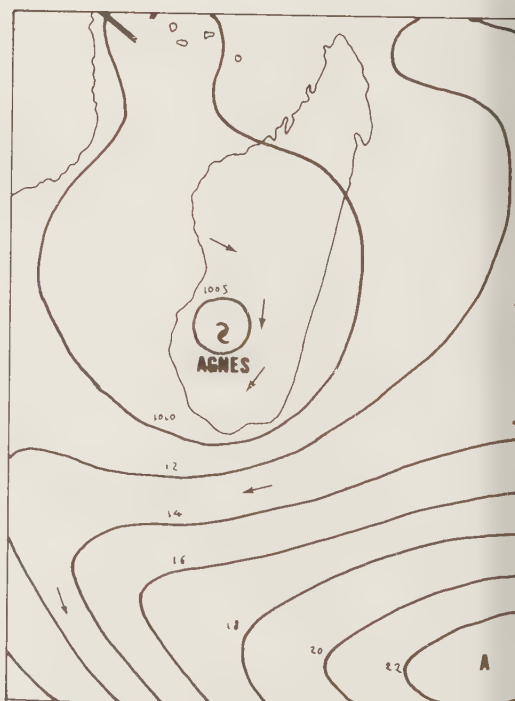
19-12



20-12



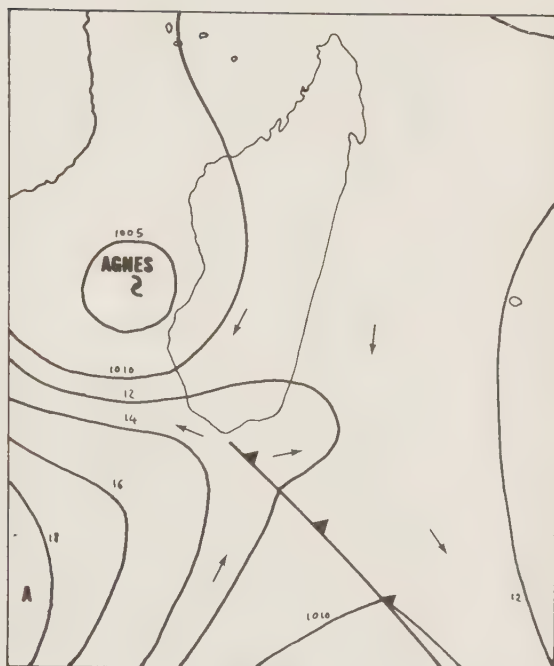
23-12



24-12



21-12



22-12



25-12

Figure 49. Evolution du cyclone AGNES du 19 au 25 décembre 1971.

Des précipitations abondantes sur le sud-ouest de l'île entre le 20 et le 25 et une zone de convergence sur l'Extrême-Sud ont contribué à un important apport de populations solitaires sur la plaine côtière de Lavanono.

En conséquence, d'une part les précipitations sont de plus en plus méridionales, d'autre part les apports inter-stationnels sur la plaine de Lavanono — et d'une façon générale sur l'aire de grégarisation — sont de plus en plus fréquents (phénomène que nous avons vérifié au chapitre 2). Très schématiquement, les précipitations de plus en plus abondantes contribuent à inciter au vol les imagos sur le nord de l'aire d'habitat et à les sédentariser au sud, pendant que la position des zones de convergence des vents, de plus en plus méridionales, favorise leur déplacement dans le même sens que celui de leur optimum pluviométrique.

Il semble utile d'illustrer les résultats précédents par l'analyse de quelques exemples concernant des situations pour lesquelles la convergence sur l'Extrême-Sud de l'Ile est maximale : types de temps 8, 7c et 6b.

Situation de type VIII

Il s'agit d'un type de temps caractérisé par une dépression tropicale intéressant directement Madagascar. Au cours de la période étudiée, le cas le plus typique est celui du cyclone tropical AGNES, du 15 au 23 décembre 1971.

C'est, en fait, essentiellement à partir du 19 décembre que AGNES s'approche du versant ouest de la Grande Ile. Le cyclone, venant du nord-est, arrive à 06 heures TU à 15° sud et 44° est (figure 49a). Une deuxième dépression, dans les environs de Tuléar, provoque une zone de convergence sur l'Extrême-Sud et des vents de secteur E-N-E de 40 à 50 km/h. Le 20 décembre AGNES se déplace vers le sud-ouest mais son avance reste bloquée par une dorsale. Un courant d'air de N-N-E persiste le long des crêtes principales de l'Ile et s'étend vers l'ouest jusqu'à Ranohira. Le 21 à 06 heures TU le centre de AGNES est localisé à 21° sud et 40° est (figure 49c). Un petit creux dépressionnaire s'étend jusqu'au cap Sainte-Marie, provoquant sur l'axe Ranohira-Tsi-hombe des vents de nord-ouest faibles. A cette date les densités imaginaires de *Locusta* sur la plaine de Lavanono demeurent peu importantes, de l'ordre de 40 par hectare sur Betindria. Le 22 décembre AGNES continue à se déplacer vers la côte ouest de Madagascar, mais une dorsale venant du sud-ouest l'empêche d'étendre son influence sur l'Extrême-Sud. Par contre le passage d'un front froid apporte quelques pluies fines et persistantes sur Lavanono (28,9 mm). Le 23 le centre de AGNES se situe sur Morondava. Son influence ne s'étend vers le sud que jusqu'à Tuléar. Cependant dans le courant de la journée, refoulant le grand anti-cyclone, AGNES réussit à établir son influence jusque dans l'Extrême-Sud où l'on enregistre des pluies moyennes (12,0 mm). En réalité, ces pluies ne sont pas provoquées directement par la dépression tropicale mais par le passage du front froid précédemment signalé et la formation d'une zone de convergence entre la dépression et le vaste anti-cyclone au sud (figure 49e). C'est à partir de cette date, entre le 23 et le 27, que sont observés la majorité des apports de populations solitaires sur la plaine côtière. Il s'agit de l'apport n° 2, inter-stationnel, particulièrement abondant puisque la densité passe dès le 23 à 100 ou 200 par hectare sur Betindria suivant la zone de la station ; puis à 600 par hectare environ le 27. A cette date l'ensemble du Sud a reçu des précipitations moyennes à importantes, soit sous l'influence directe de AGNES, soit sous celle du front froid. Par ailleurs c'est entre cette date et le 25 décembre que AGNES maintient l'Extrême-Sud de la Grande Ile sous l'influence d'un flux de N-N-E. Le 24 décembre le centre de la dépression se trouve à 06 heures TU dans les environs de Beroroha (figure 49f). Son influence reste bien marquée au sud de la ligne Majunga-Tamatave. Entre le plateau de l'Horombe et l'Extrême-Sud les vents sont de direction N-N-E, de 20 à 30 km/h. Enfin le 25 décembre AGNES se déplace vers le sud ; à 06 TU son centre est sur Bekily. Puis le cyclone se comble dans la journée (figure 49g).

Ainsi, le passage de la dépression tropicale AGNES maintient sur l'Ile pendant quelques jours une situation de type 8 et crée, en association avec un front froid méridional, des pluies importantes sur l'ensemble du Sud (entre le 22 et le

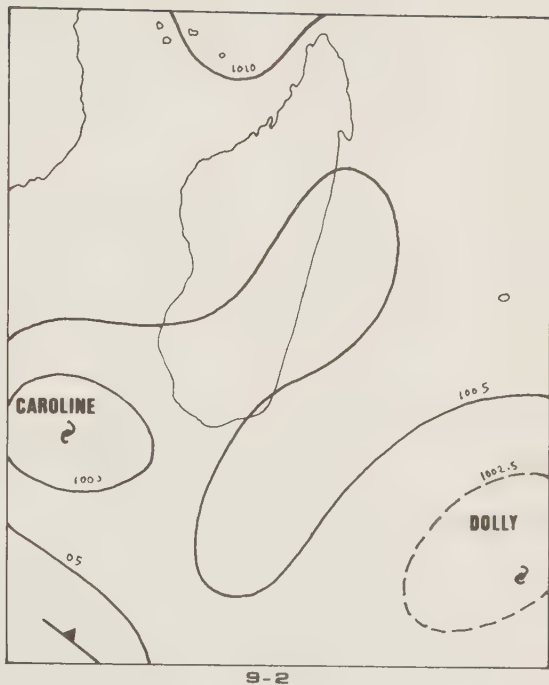


Figure 50. Evolution de la situation météorologique sur Madagascar pendant l'existence du cyclone tropical CAROLINE.

Cartes des 8, 9 et 12 février.

Du 4 au 8 février la combinaison des cyclones CAROLINE et DOLLY provoque une descente du FIT sur l'Extrême Sud. Entre le 9 et le 11 le FIT est peu marqué puis se renforce à partir du 12 avec l'apparition sur le versant est de la Grande Ile du cyclone EUGENIE.

Une vaste zone de convergence inter-tropicale se maintient ainsi sur le Sud de l'Ile du 4 au 8 et du 11 au 14 février.

23 en particulier). A partir du 23 une zone de convergence sur le Sud permet dans cette région une concentration des imagos placés dans un milieu trop humide du fait des pluies précédentes. La zone de convergence créée dès le 20-21 décembre demeure inefficace et n'est accompagnée d'aucun apport sur le Sud ; en effet les pluies sont à cette date encore peu abondantes et le milieu, sur une grande partie de l'aire d'habitat, demeure favorable pour les adultes qui n'ont alors aucune raison de voler.

Situations de type VIIc et VIb

Les situations de type 7 sont, en général, caractérisées par la présence sur l'île d'un couloir dépressionnaire correspondant fréquemment à la zone de convergence inter-tropicale (ZCIT). Ce type de temps est assez courant en saison chaude. Le cas le plus intéressant est le type 7c pour lequel le couloir dépressionnaire est situé sur l'extrémité sud de l'île où il entraîne des précipitations orageuses abondantes. C'est ce type de temps qui est le plus propice à une concentration d'insectes sur la bordure côtière sud en créant un maximum de convergence. Il est beaucoup plus rare que les autres types 7, mais plusieurs exemples vont nous montrer son action importante sur les concentrations d'adultes solitaires sur l'Extrême-Sud. Il peut se produire dans deux stations synoptiques différentes (DUVERGE, 1949) :

1 — La ZCIT traverse l'île. Le couloir dépressionnaire n'est alors rien d'autre que la dépression équatoriale et l'on trouve des centres de hautes pressions bien établis à la fois au nord et au sud.

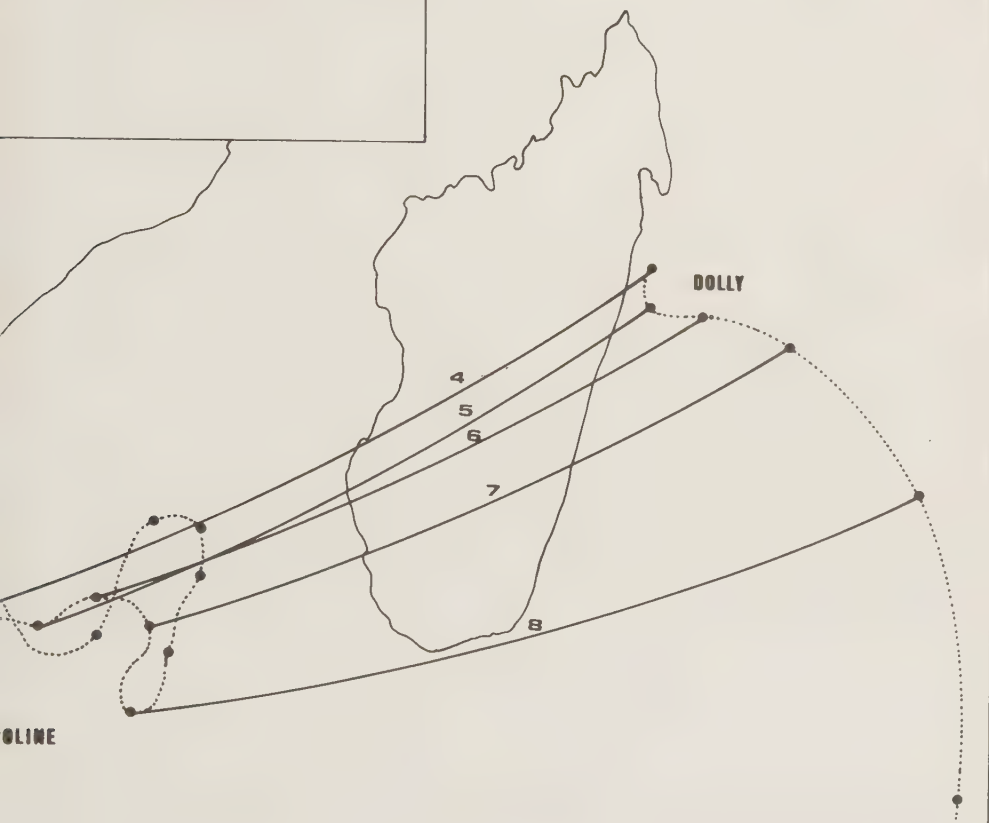
2 — Un front froid méridional particulièrement actif forme un couloir dépressionnaire sur l'île avec frontogénèse.

Ces deux cas seront illustrés dans les exemples suivants.

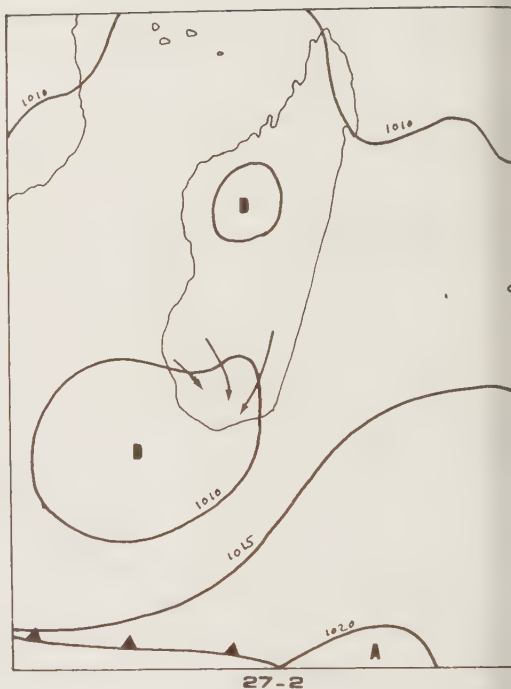
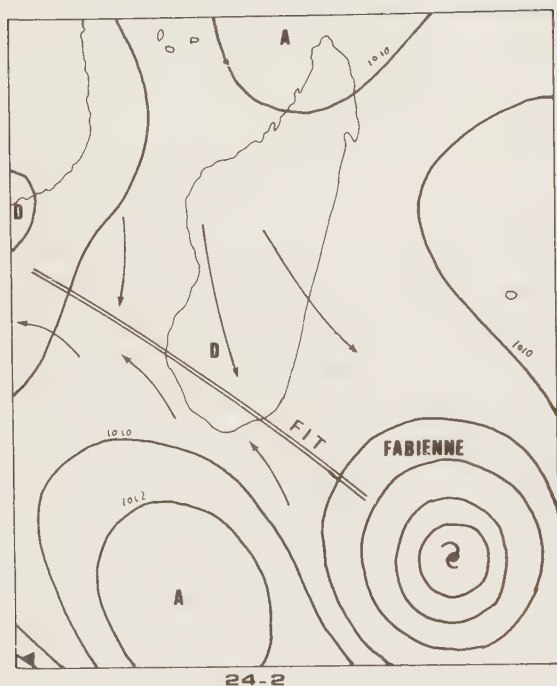
Les types de temps n° 6 sont caractérisés par un régime d'alizé faible avec une dépression active sur le canal de Mozambique donnant des courants aériens de composante ouest. Dans l'ouest et le sud-ouest une zone de convergence donne de puissantes formations orageuses. Le type 6b qui nous retiendra est caractérisé par des convergences multiples et comporte en particulier une dépression d'origine dynamique créant un maximum de convergence sur la côte sud-ouest de Madagascar (annexe 1).

Notre premier exemple portera sur le mois de février 1972. Après un temps en janvier caractérisé en permanence par l'alizé de sud-est, en février le temps devient dépressionnaire et ce mois est marqué par le passage de 4 cyclones tropicaux dont deux affectent directement le sud de Madagascar : CAROLINE du 4 au 14 et EUGENIE du 11 au 22. Le cyclone tropical CAROLINE reste quasi stationnaire du 4 au 14 février sur le canal de Mozambique dirigeant en permanence un flux de N-N-E sur l'Extrême-Sud (figure 50a et annexe 3a). Du 4 au 9 la présence sur le versant est de l'île du cyclone tropical DOLLY crée une zone de convergence sur une ligne orientée SW-NE qui balaie Madagascar du nord au sud entre le 4 et le 8, atteignant le 8 février la pointe sud de l'île (figure 51). Cette situation correspond à une évolution d'un type 7b vers un type 7c ; elle favorise une convergence sur l'Extrême-Sud de l'île et coïncide avec l'apport inter-stationnel n° 6 observé entre le 1er et le 7 février. Le 9 le cyclone DOLLY s'éloigne vers le sud et se comble ; CAROLINE adopte une trajectoire sud-nord et la zone de convergence s'atténue (figure 50b). A partir du 12 la trajectoire de CAROLINE s'incurve de nouveau vers le sud. Par ailleurs, dès le 11 le cyclone tropical EUGENIE prend naissance sur le versant est de l'île et, du 11 au 14 avec une trajectoire NE-SW, favorise comme DOLLY quelques jours plus tôt la création d'une zone de convergence sur le sud (figure 50c). Cette situation de type 7c coïncide avec l'apport inter-stationnel n° 7 noté entre le 11 et le 14 février. Ainsi du 4 au 14 février le cyclone tropical CAROLINE dirige un flux de N-N-E sur le sud de la Grande Ile. Son effet est renforcé entre le 4 et le 8 et entre le 11 et le 14 par la présence au N-E de Madagascar successivement des cyclones tropicaux DOLLY et EUGENIE favorisant la création d'une zone de convergence sur le sud-ouest de l'île. Des apports inter-stationnels sont observés au cours des périodes d'existence de ces zones de convergence.

Figure 51. Evolution de la position du F.I.T. sur le sud de Madagascar en le 4 et le 8 février 1972.



Les trajectoires des cyclones CAROLINE et DOLLY provoquent une descente de la zone de convergence inter-tropicale sur l'Extrême-Sud de Madagascar. Ce phénomène coïncide avec un apport inter-stationnel de populations solitaires sur la plaine de Lavanono.



Figures 52a et 52b. Situation météorologique sur Madagascar les 24 et 27 février 1972.

Le 24 février (type de temps 7c) le cyclone FABIENNE entraîne une descente sur l'Extrême-Sud de la zone de convergence inter-tropicale.

Le 27 février (type de temps 6b) une dépression sur le sud-ouest dirige un flux de secteur NW à NE sur l'Extrême-Sud.

Notre deuxième exemple se situe à la fin de ce même mois de février 1972. Le temps est alors marqué au sud de l'île par l'existence d'une zone dépressionnaire. Le 24 l'arrivée du cyclone FABIENNE au voisinage de la côte sud-est crée une situation de type 7c avec zone de convergence sur le sud (figure 52a). Cette situation évolue rapidement vers le type 6b à partir du 27 février (figure 52b). Une zone dépressionnaire au sud-ouest de l'île dirige alors un flux de nord sur l'Extrême-Sud, provoquant des pluies abondantes du 26 février au 1er mars, favorisant les concentrations d'insectes, éventuellement en drainant vers la pointe sud de l'île les adultes rassemblés légèrement plus au nord entre le 24 et le 26 par le passage du FIT. Cette situation correspond avec un apport inter-stationnel important, le n°8, observé entre le 24 et le 29 février et certainement favorisé par la succession des deux situations propices 7c et 6b. Cet apport fait passer sur Betindria la densité de 127 le 24 février à 749 adultes par hectare le 1er mars. Il s'agit de l'apport le plus important après le n° 2 en décembre 1971. Un autre apport inter-stationnel, le n° 9, daté du 2 mars, a dû bénéficier de la persistance de la situation de type 6b.

Un dernier exemple retiendra notre attention ; il s'agit de la situation ayant favorisé les apports d'adultes de la R2 au cours du mois de novembre 1972. Là encore une situation de type 7c intervient. La première quinzaine du mois de novembre est caractérisée par un vaste anticyclone sur Madagascar. A la fin de cette période une situation dépressionnaire s'établit. Tout d'abord du 13 au 15 novembre une dépression thermique active sur le canal de Mozambique coïncide avec un apport stationnel, le n° 24 ; la situation est de type 6a. La dépression étend son influence jusqu'à Tuléar et quelques pluies sont notées sur Lavanono. Après quelques jours de régime l'alizé du 15 au 17, une nouvelle période dépressionnaire s'établit. Tout d'abord entre le 18 et le 20 novembre une dépression extra-tropicale apporte d'importantes précipitations sur tout l'Extrême-Sud et sud-est. Ainsi à Lavanono on note 111,1 mm de pluie du 18 au 22. Un milieu trop humide est ainsi créé sur une grande partie de l'aire d'habitat de *Locusta*. Un grand nombre d'adultes sont placés dans des conditions défavorables et sont incités à voler. Cependant du 18 au 20 le passage de la dépression est accompagné de vents forts de secteur est-sud-est entrecoupés de périodes pluvieuses plus calmes. Les vents ne sont donc pas encore favorables à ce moment à des arrivées sur le sud. Puis du 21 au 23, immédiatement après le passage de la dépression des vents plus faibles s'établissent, et en particulier des vents de secteur nord-est. Sur l'Extrême-Sud la brise de terre est favorisée par l'affaiblissement du gradient barométrique. Un thalweg c'est à dire un couloir dépressionnaire, s'établit sur l'île (situation de type 7c, figure 53). Une forte zone de convergence est créée sur l'Extrême-Sud. Les imagos placés dans un milieu défavorable par les pluies du 18 au 20 sont alors drainés vers les régions du sud-ouest de l'île. Dès le 23 on note sur l'ensemble des 30 stations de la plaine de Lavanono une augmentation de la densité imaginale. Cet apport, constitué d'imagos R2, va marquer le début de la saison acridienne 1972/73 ; il s'agit de l'apport inter-stationnel n° 25 ; les densités sur la plaine étaient auparavant, vers la mi-novembre, sensiblement nulles.

Signalons pour terminer la figure 54 qui illustre un cas de type 7c avec couloir dépressionnaire sur l'île et frontogénèse dans le sud ; situation ayant favorisé l'apport inter-stationnel n° 32.

C – ETUDE D'UN CAS PARTICULIER : LES PRINCIPAUX APPORTS D'IMAGOS DE LA R2 (1963 à 1973)

Tous les apports inter-stationnels importants des saisons 1971/72 et 1972/73 ont été provoqués par l'existence d'une zone de convergence sur le sud de la Grande Ile. Ayant à notre disposition des données d'archive depuis 1963 sur l'évolution de la situation acridienne sur la plaine de Lavanono, il a paru intéressant de rechercher si ce fait pouvait être retrouvé. On pouvait évidemment essayer d'étudier l'ensemble des

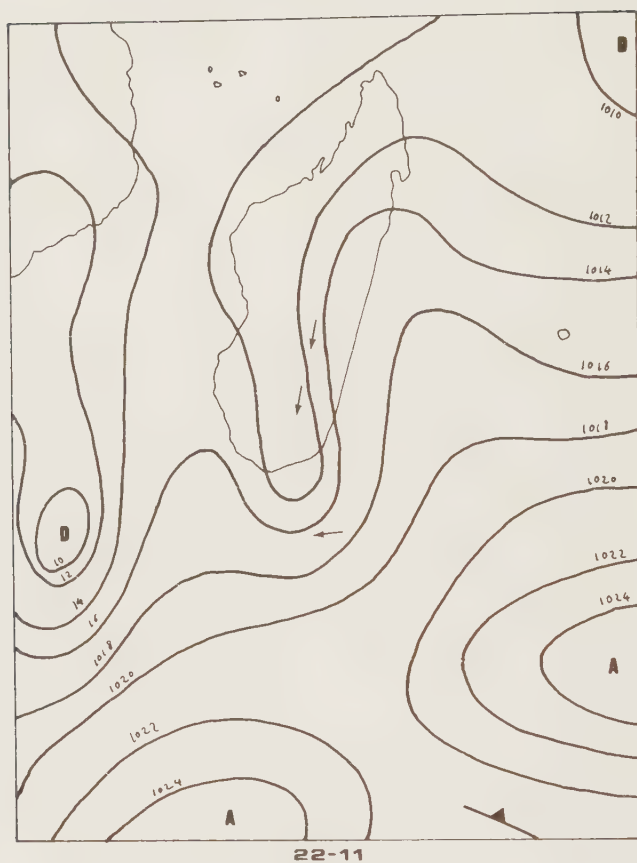


Figure 53. Situation météorologique sur Madagascar le 22 novembre 1972 (type de temps 7c).
Un thalweg sur l'île crée une zone de convergence sur l'Extrême-Sud.

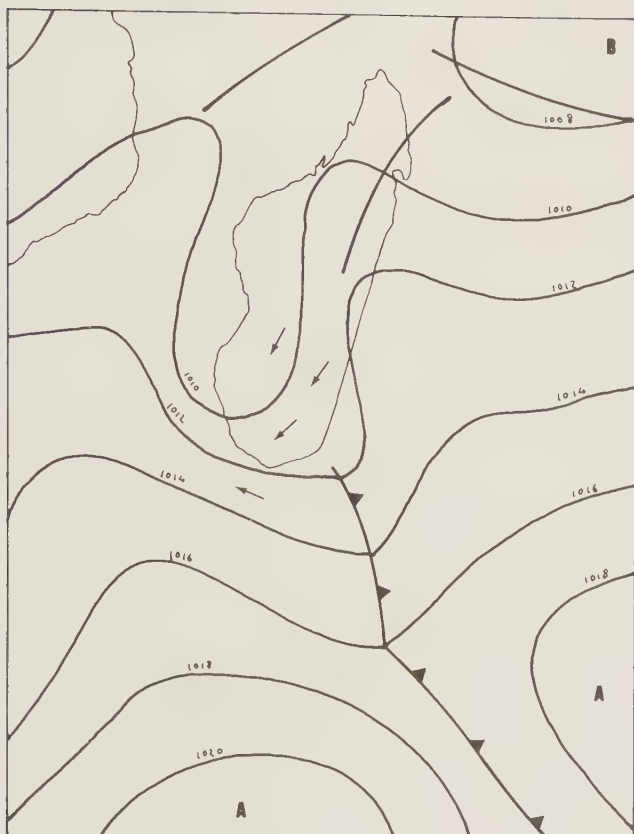


Figure 54. Situation météorologique sur Madagascar le 12 février 1973.

Exemple d'une situation de type 7c caractérisée par un couloir dépressionnaire sur l'île avec frontogénèse dans l'Extrême-Sud.

apports ; cependant il s'est avéré que les données étaient trop sommaires et permettaient seulement de mettre en évidence sans équivoque les grands phénomènes de la dynamique des populations : succession des reproductions et apports massifs de la R2. Ce sont donc ces derniers qui ont été étudiés. Il s'agit en réalité des plus importants puisqu'ils constituent l'un des faits majeurs de la saison acridienne en renouvelant la population en début de saison des pluies et en synchronisant le début d'un nouveau cycle annuel.

I — METHODE

Les données biologiques utilisées sont constituées par les archives de la station de recherche de Beloha ; les archives de la Météorologie Malgache ont fourni les cartes des trajectoires cycloniques et les cartes synoptiques «Océan Indien».

Sur l'ensemble des 30 stations acridiennes de la plaine de Lavanono plus ou moins régulièrement prospectées depuis 1963, quelques stations types ont été retenues en fonction de leur représentativité et de l'abondance des données disponibles. Ces dernières concernent la structure des populations, les densités larvaires et imaginales. La technique utilisée pour le dénombrement des imagos est le classique comptage aux 100 pas et pour les larves les comptages sur carrés de 1 mètre. Malheureusement le détail des comptages n'est plus disponible et il a fallu se contenter des deux valeurs extrêmes, seules consignées dans les archives. Ces renseignements sont évidemment assez sommaires. Néanmoins nous avons considéré que la valeur maximale pouvait constituer un bon indice du niveau relatif des populations, permettre de reconstituer assez fidèlement l'évolution acridienne et était en tout cas suffisante pour déterminer la date des principales arrivées d'imagos R2. Un tel indice a d'ailleurs été utilisé régulièrement par le service anti-acridien malgache avant 1972.

Les variations de l'indice d'abondance imaginal en début de saison des pluies ont été mises en corrélation avec la situation larvaire. Du fait de l'imprécision des valeurs des indices imaginal et larvaire une comparaison quantitative entre les deux était exclue. Seules les augmentations d'indice ne pouvant absolument pas être expliquées par une évolution locale — c'est à dire correspondant à une absence presque absolue de larves — ont alors été considérées comme relevant d'apports allochtones. Cette rareté des individus larvaires n'est généralement réalisée que pour la R2 dont les populations autochtones sont négligeables en regard des apports allochtones. Par contre en R3 et R4 une population larvaire abondante empêche de distinguer avec certitude d'éventuels apports de populations. Ainsi seuls les apports en R2 ont été étudiés depuis 1963. Pour chaque saison la période analysée se situe donc du début décembre au début février, l'expérience ayant montré que les apports R2 se situent en général à cette époque. Le recouplement des données entre les diverses stations de la plaine a permis de délimiter des intervalles de temps de quelques jours encadrant au mieux la date des arrivées. Parallèlement les phénomènes météorologiques marquants ont été analysés. Les coïncidences entre les apports et certaines situations synoptiques ont été relevées. Les caractéristiques de ces situations ont été définies.

II — RESULTATS

Le tableau 18 constitue un exemple des analyses effectuées. Il permet de suivre l'évolution de la situation acridienne au début de la saison des pluies 1966/67 pour 6 des stations de la plaine de Lavanono choisies parmi les plus représentatives. Les chiffres indiqués correspondent à l'indice d'abondance maximum aux 100 pas tel qu'il a été observé au fur et à mesure des prospections sur la plaine. L'étude du développement larvaire et le dénombrement des jeunes imagos à téguments mous a permis d'indiquer les principales périodes d'émergences R2 et R3. De telles analyses, menées pour les saisons 1963/64 à 1972/73, conduisent au tableau 19. Ce dernier

	B	A	L	M	2	G	RR
1	1	1					
2							
3				2		3	
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16	3			3			0.6
17		2					0.5
18							
19							
20							
21							
22							
23					6	5	
24							2 0.2
25							1.6
26							5.3
27							
28				5			
29						3	
30							
31							
1							1.9
2							
3							
4	3						
5	4						
6						12	1 2.5
7				4			
8							
9							2 7.0
10							1.3
11							
12	19						
13				20			
14							
15							
16							
17							
18							
19						9	
20						2	
21				11			
22							2 3.5
23							3 2.9
24							
25							
26	4 0						
27		3 5					
28							
29							
30							
31							
1				3			
2							
3						5	
4							
5							
6							
7							
8							
9							

Tableau 18. Evolution de l'indice maximal d'abondance aux 100 pas des populations imaginaires de *Locusta* sur la plaine de Lavanono au début de la saison :

R2

1966 - 67

Cyclone

COLETTE

Une R2 locale peu abondante apparaît en décembre. Début janvier le passage du cyclone Florence est accompagné d'un apport moyen de populations allochtones R2.

Cyclone

DAPHNE

Stations :

B Betindria

A Ananademby

L Lavanono

M Marohira

2 2 Km Pâturage

G Grande Clairière

RR Pluviométrie sur

Lavanono

Pointillés verticaux :

périodes d'émergences

Flèches : périodes d'apports.

FRONT FROID

R3

Tableau 19. Augmentations nettes de l'indice maximal d'abondance aux 100 pas entre les reproductions R1 et R2.

Stations	Saisons acridiennes									71 72	72 73
	63 64	64 65	65 66	66 67	67 68	68 69	69 70	70 71			
Betindria	0	15	11	39	0	24	+50	—	731 (+50)	95 (+10)	
Ananademby	—	—	1	33	+50	17	+50	—	450	26	
Lavanono (Cult.)	—	8	—	19	7	11	4	—	160	84	
Est Météo	—	—	2	8	14	17	15	—	56	45	
2 km Pâturage	0	0	2	5	36	4	31	—	164	41	
Marohira (Pât.)	—	3	0	0	38	2	3	—	64	39	
Marohira (Cult.)	—	5	—	—	4	2	4	—	38	35	
Ananantsakoa	—	2	1	—	4	4	13	—	36	32	
Fanolona	—	7	1	—	4	4	4	—	38	14	
Besahampy	—	3	1	—	4	—	5	—	35	92	
Vohipaho	—	0	1	0	4	2	0	—	28	35	
Taramaitso	—	—	1	1	17	12	4	—	42	21	
Sud Aviation	—	—	2	—	17	3	16	—	19	51	
Cl. Gendarme	—	17	4	1	9	3	13	—	29	40	
Gde Cl. Nord	1	—	2	0	11	7	17	—	117	34	
Gde Cl. Centre	—	—	3	1	29	7	11	—	70	39	
Gde Cl. Sud	—	—	3	9	11	7	8	—	—	18	
Campement Sud	—	—	2	5	0	7	4	—	—	28	

N.B. : Pour les saisons 1971/72 et 72/73 les données sont exprimées en densité à l'hectare ; l'équivalent approximatif aux 100 pas est donné entre parenthèses.

Pât. Pâturage
Cult. Cultures
Cl. Clairière

Tableau 20. Augmentations de la densité imaginaire aux 100 pas entre les reproductions R1 et R2 inexplicables par une évolution autochtone.

Stations	Saisons acridiennes								71 72	72 73
	63 64	64 65	65 66	66 67	67 68	68 69	69 70	70 71		
Betindria	0	15	11	16	0	17	+50	—	731 (+50)	95 (+10)
Ananademby	—	—	1	7	+50	8	+50	—	450 (+50)	26
Lavanono (Cult.)	—	8	—	15	0	0	4	—	160	?
Est Météo	0	—	2	8	0	0	15	—	?	?
2 km Pâturage	—	0	2	0	?	0	31	—	?	?
Marohira (Pât.)	—	3	0	0	?	0	3	—	?	?
Marohira (Cult.)	—	5	—	—	0	0	4	—	?	?
Ananantsakoa	—	2	1	—	0	0	13	—	36	?
Fanolona	—	7	1	—	0	0	4	—	?	?
Besahampy	—	3	1	—	0	?	5	—	?	?
Vohipaho	—	0	1	0	0	0	0	—	28	?
Taramaitso	—	—	1	0	0	0	4	—	?	?
Sud Aviation	—	—	2	—	0	0	16	—	19	?
Cl. Gendarme	—	17	4	1	0	0	13	—	29	?
Gde Cl. Nord	0	—	2	0	0	7	17	—	?	?
Gde Cl. Centre	—	—	3	1	16	7	11	—	70	?
Gde Cl. Sud	—	—	3	7	0	7	8	—	—	?
Campement Sud	—	—	2	0	0	7	4	—	—	?

N.B. : Pour les saisons 1971/72 et 72/73 les données sont exprimées en densité à l'hectare ; l'équivalent approximatif aux 100 pas est donné entre parenthèses.

Pât. Pâturage
Cult. Cultures
Cl. Clairière

— absence de données

? incertitude sur l'évolution locale de la population.

fait l'inventaire des augmentations de l'indice d'abondance imaginal, globalement entre les reproductions R1 (ou R1 bis) et R2, pour l'ensemble des stations de la plaine où les données étaient suffisantes. Ces augmentations sont calculées en faisant la différence entre l'indice maximal le plus bas fin novembre-début décembre et l'indice maximal le plus élevé en décembre ou janvier, au plus fort de l'expansion de la R2. La confrontation de ces augmentations avec la situation larvaire permet de ne retenir, selon les critères exposés plus haut, que les valeurs inexplicables par une évolution autochtone (tableau 20). On constate alors que presque chaque année, à l'exception de la saison 1963/64, une partie des augmentations de l'indice d'abondance imaginal est inexplicable par une évolution locale et relève indubitablement d'apports allochtones. Aucune donnée précise n'est disponible pour la saison 1970/71, cependant quelques missions extensives rapides effectuées sur la plaine au début de l'année 1971 laissent supposer que des apports importants (+ 50 aux 100 pas) ont dû avoir lieu durant la première quinzaine de janvier.

Par recoupement entre les résultats des diverses stations il est possible de préciser l'époque d'arrivée des imagos allochtones avec une marge d'incertitude se situant généralement entre 4 et 8 jours. Les principales périodes d'apports R2 ont ainsi été définies ; leurs relations avec la situation météorologique ont été étudiées. A titre d'exemple le tableau 18 mentionne, en regard de la situation acridienne, l'évolution pluviométrique locale et les principales périodes dépressionnaires ou perturbées ayant affecté le sud de Madagascar vers la date des apports massifs de la R2. On constate alors que tous les apports R2 correspondent avec la période d'influence sur l'Extrême-Sud d'une zone de convergence provoquée soit par l'approche d'un cyclone tropical (situation de type 8) soit par des situations de type 7c. Un seul cas d'apports R2, faibles, coïncide avec le passage d'un front froid entraînant des pluies importantes sur le Sud (situation de type 2c). La classification des types de temps selon DUVERGE n'a pas toujours pu être réalisée faute des documents nécessaires. Cependant, tous les cas pour lesquels la nomenclature DUVERGE n'est pas donnée correspondent à l'approche d'un cyclone tropical dans le sud de l'Ile, phénomène ne pouvant se traduire que par des situations de type 8 ou 7 et plus particulièrement 7c.

L'analyse détaillée de chaque situation synoptique permet d'en comprendre les modalités d'action. Cette analyse, effectuée en collaboration avec DARNHOFER, a permis de dégager les principales caractéristiques des situations dépressionnaires ou perturbées concernées en particulier au point de vue trajectoire, champ pluviométrique associé, direction et force des vents. Le tableau 21 résume les caractéristiques des principales situations étudiées, observées de 1963 à 1972 au voisinage de Madagascar à l'époque des arrivées massives d'adultes allochtones R2 sur la plaine de Lavanono. Les figures 55 et 56 représentent les trajectoires des cyclones tropicaux étudiés ayant ou n'ayant pas entraîné des apports sur la plaine.

Dans un certain nombre de situations aucun apport n'est observé sur la plaine côtière :

- Cas n° 1 (EILEEN) : les précipitations sont faibles sur le sud-ouest et les vents sont de secteur sud.
- Cas n° 2 (CHRISTINE) : malgré des vents forts de secteur nord on ne constate pas d'augmentation de densité et les précipitations restent très faibles sur l'ensemble du sud-ouest.
- Cas n° 4 (DOREEN) : le cyclone dirige un flux de secteur nord sur l'Ile mais la pluviométrie reste faible.
- Cas n° 6 (IRIS) : les vents restent de secteur sud comme dans le cas de EILEEN. Les trajectoires des deux cyclones sont d'ailleurs assez voisines : elles longent la côte Est de Madagascar du nord vers le sud.
- Cas n° 8 (CLAUDE) : ce cyclone venant de l'est passe relativement au nord et affecte peu la région de Lavanono où les pluies sont très faibles.
- Cas n° 9 (DENISE) : au moment de l'influence maximale de la dépression sur le sud on observe des pluies abondantes aussi bien sur Lavanono (46.7 mm) que sur l'ensemble du sud-ouest. Cependant cette dépression aborde l'Ile par le versant est et dirige un flux de secteur sud sur les terres.

	Nom de la dépression	DD	FF	RR	A
1	EILEEN	S	?	0.	0
2	CHRISTINE	N E	40	8.0	0
3	CONNIE	N	25	31.1	0
4	DOREEN	N	?	1.1	3
5	GINETTE	N	30	29.5	15
6	IRIS	S	?	1.5	0
7	II C 1965	NW	20	53.9	11
8	CLAUDE	N E	?	2.6	0
9	DENISE	SE - SW	Faibles	46.7	0
10	COLETTE	S	?	1.1	0
11	DAPHNE	N E	?	27.1	0
12	FLORENCE	N	Faibles	48.1	16
13	GEORGETTE	NW-NE	50	109.7	+50
14	VII C 1969	NW-NE	10-20	16.6	17
15	ELIANE	N-NE	20-30	50.5	+50
16	EDITH	N-NE	30-40	54.1	+50
17	AGNES	N-NE	30	55.0	+50
18	VII C 1972	N NE	30-40	111.1	10

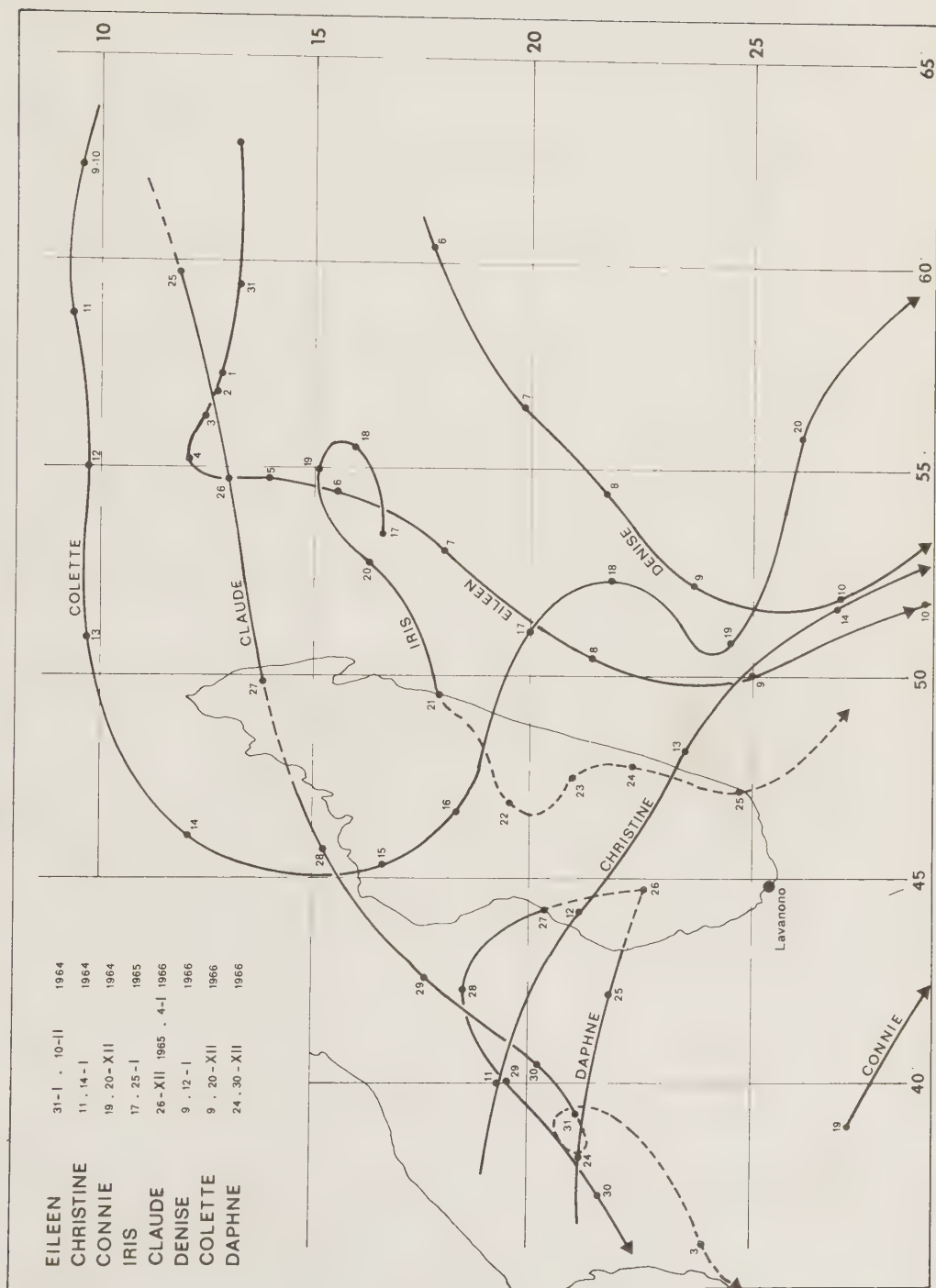
Tableau 21. Principales caractéristiques des situations météorologiques ayant affecté le sud-ouest de Madagascar au cours des principaux apports de la R2 depuis 1963.

DD direction générale du vent sur l'Extrême-Sud de Madagascar
FF force du vent (d'après le gradient barométrique)
RR précipitations sur Lavanono
A abondance des populations allochtones R2 (augmentation de l'indice d'abondance aux 100 pas).

Figure 55. Trajectoires des cyclones tropicaux ayant favorisé des apports massifs de la R 2 sur la plaine de Lavanono (1963/73).



Figure 30. Trajectoires des cyclones tropicaux ayant affecté le voisinage de Madagascar entre décembre et janvier sans être accompagnés d'apports massifs de la R2 sur la plaine de Lavanono (1963/73).



- Cas n° 10 (COLETTE) : les précipitations demeurent faibles et de par sa trajectoire la dépression provoque des vents de secteur sud sur la région de Lavanono.
- Cas n° 11 (DAPHNE) : les précipitations sont moyennes. La dépression venant de l'ouest provoque un flux de secteur nord sur l'île, mais se comble en pénétrant sur les terres et le 25 fait demi-tour pour repartir vers l'ouest.

Pour les cas n° 7 (situation de type 2c) et 12 (cyclone tropical FLORENCE) où les pluies sont abondantes et de l'ordre de 50 mm on doit expliquer l'augmentation peu importante de la densité imaginaire de *Locusta*, malgré des vents de secteur nord, par la faiblesse et la courte durée de ces vents.

Pour les cas n° 3 (CONNIE), 5 (GINETTE) et 14 (situation de type 7c en janvier 1969) malgré des vents de secteur nord faibles à moyens on ne constate qu'une augmentation peu importante de la densité imaginaire de criquets. Le total des pluies sur Lavanono est faible dans tous les cas et les précipitations restent moyennes sur l'ensemble du sud-ouest.

Dans les cas n° 13 (GEORGETTE), 15 (ELIANE), 16 (EDITH) et 17 (AGNES) on constate aussi bien de forts vents de secteur nord à nord-est que des pluies dépassant les 50 mm sur Lavanono et abondantes sur l'ensemble du sud-ouest. Les apports R2 sur la plaine côtière sont très importants et l'indice d'abondance devient supérieur à 50 aux 100 pas.

Cependant pour le cas n° 18 (situation de type 7c en novembre 1972), malgré des pluies abondantes et de forts vents de nord-nord-est, les apports R2 restent relativement faibles. Il est probable que cette situation favorable survient trop tôt au cours de la saison. Les populations R2 sont encore en début d'évolution sur la plupart des stations du Sud. Il y a finalement peu d'individus aptes à voler et les arrivées sur la plaine côtière sont de ce fait peu abondantes (+ 10 aux 100 pas au maximum). Par ailleurs le niveau général des populations R2 reste moindre en 1972 par rapport à l'année 1971 (LAUNOIS, c.p.).

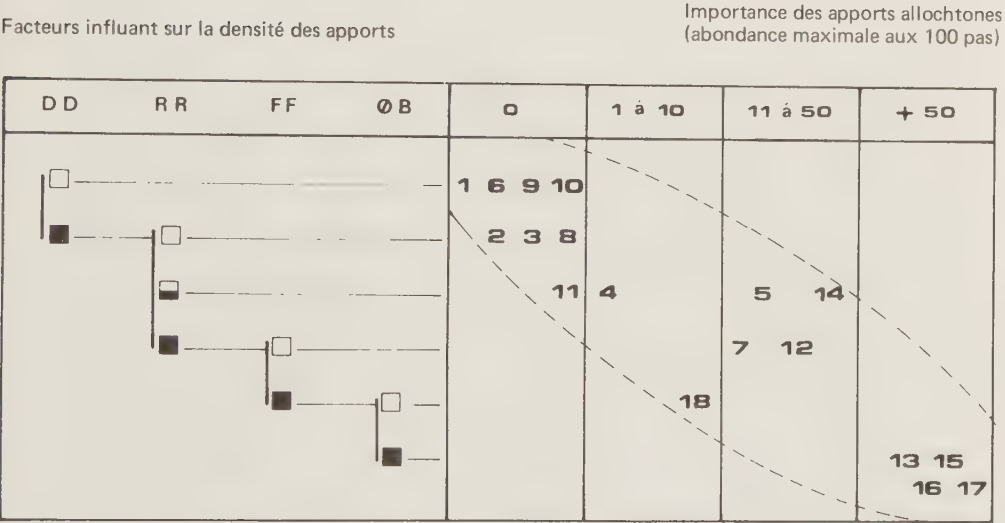
En définitive, les cas n° 17 et 18 (AGNES et la situation 7c en novembre 1972) font la liaison avec l'étude précédente effectuée au paragraphe B. Nous y avons analysé d'une manière exhaustive tous les mouvements de populations, intra et inter-stationnels. Dans le cas présent seuls les principaux apports de la R2 sont étudiés. On retrouve cependant l'importance des mêmes situations synoptiques et plus particulièrement des situations de type 7c et de certaines situations de type 8 correspondant à l'approche d'un cyclone tropical sur le versant sud-ouest de l'île. Ces situations interviennent essentiellement en favorisant la création d'une zone de convergence sur l'Extrême-Sud et des précipitations importantes sur l'ensemble de l'aire d'habitat de *Locusta*. Le tableau 22 résume l'influence de ces facteurs sur la densité des apports allochtones R2 observés depuis 1963 sur la plaine de Lavanono. Il intègre de plus l'influence des facteurs biologiques mis en évidence : aptitude au vol et densité des populations imaginaires.

D — DISCUSSION

I — INFLUENCE DES CONDITIONS METEOROLOGIQUES SUR LES DEPLACEMENTS PAR VOL DES GRANDS ACRIDIENS MIGRATEURS

Les flux d'insectes sur un territoire sont fréquemment associés à des situations météorologiques particulières telles que fronts froids ou dépression. Le phénomène est désormais classique. JOHNSON (1969) cite de nombreux cas de migrations liés aux passages de fronts, chez les Hémiptères et les Lépidoptères en particulier. Dans le cas des criquets migrants il est également connu depuis de nombreuses années que leurs déplacements sont affectés par l'état de l'atmosphère. Dès 1932 BALLARD note que les arrivées des essaims du criquet du désert en Egypte sont associées aux passages de dépressions (BALLARD et al., 1932). Les travaux en ce domaine portent

Tableau 22. Déterminisme des apports de populations solitaires du Criquet migrateur malgache sur la plaine côtière de Lavanono.



Facteurs influant sur la densité des apports :

- DD présence d'une zone de convergence des vents sur l'Extrême-Sud
- RR abondance des précipitations sur le sud-ouest de la Grande Ile (< 10, 10 ≤ < 50, 50 ≤ mm)
- FF force du vent (inférieure ou supérieure à 20 km/h)
- ØB aptitude au vol et densité des populations susceptibles de migrer

Carrés noirs : facteur optimal
Carrés blancs : facteur non optimal ou défavorable.

en fait presque exclusivement sur la phase grégaire de cette dernière espèce, *Schistocerca gregaria* FORSK. De nombreuses études, dont notamment celles de RAINEY et de WALOFF, ont montré que le vent détermine la direction des essaims. Les criquets se concentrent alors dans les zones de convergence, zones de rencontre de vents de directions opposées où des courants ascendants favorisent la création de précipitations et d'un environnement propice pour la ponte (WALOFF, 1946 ; RAINEY et WALOFF, 1948 ; WALOFF et RAINEY, 1951 ; RAINEY, 1958a, 1962, 1963 ; KRAUS, 1958 ; ASPLIDEN, 1960 ; SAYER, 1962). L'impression fréquemment rapportée par les observateurs au sol que l'essaim dans son ensemble contrôle sa direction n'est qu'une illusion. A l'intérieur de l'essaim la vitesse et la direction des individus sont les résultantes de leur vitesse et de leur direction propres avec celles du vent (SAYER, 1956, 1965). La direction générale du déplacement de l'essaim est proche du vecteur moyen du vent à l'altitude moyenne de l'essaim. Dans le cas du criquet du désert la zone de convergence inter-tropicale détermine largement, par ses déplacements saisonniers, les mouvements des essaims qui s'accumulent fréquemment au niveau de cette zone où ils trouvent des conditions pluviométriques propices à la reproduction. Des zones de convergence plus réduites sont également capables de provoquer des concentrations importantes de criquets et des orages peuvent entraîner en 20 minutes le doublement de la population (RAINEY, 1963). Dans le cas des solitaires quelques études montrent qu'il doit en aller de même et que ces individus sont probablement soumis, au cours de leurs déplacements par vol, à l'orientation du vent dominant (RAMCHANDRA RAO, 1936 ; BHATIA, 1939 ; RAINEY, 1951). Cependant là encore seul *Schistocerca gregaria* a fait l'objet d'investigations. Les données relatives à *Locusta* sont inexistantes, fait à mettre en relation avec la méconnaissance des déplacements de solitaires qui existait jusqu'alors chez cette espèce. Dans le cas du Criquet migrateur africain, *Locusta migratoria migratorioides* R.&F., l'importance des conditions météorologiques sur la dynamique des populations solitaires est longtemps demeurée dans l'ombre. La plupart des auteurs considérait que seuls les grégaires méritaient d'être analysés à l'échelle macroclimatique. POPOV (c.p. et in ALBRECHT, 1967) le premier envisage l'influence temporaire de zones de convergence (provoquées par des dépressions atlantiques) pour expliquer en saison fraîche, dans l'aire grégarigène du Mali, les mouvements des populations solitaires s'effectuant à l'encontre du vent dominant : l'Harmattan. Récemment des modèles écologiques, basés sur l'application de la théorie de l'optimum pluviométrique, proposés par LAUNOIS (1974c) pour l'aire grégarigène du Mali et LECOQ (1974b) pour celle du bassin du lac Tchad, permettent d'interpréter les connaissances actuellement acquises sur la biologie de cette espèce (en sa phase solitaire) à l'échelle de la météorologie synoptique et soulignent, d'un point de vue théorique, la liaison entre les facteurs macroclimatologiques et les déplacements des adultes solitaires. A Madagascar l'analyse précise des phénomènes de déplacements chez les solitaires permet de les relier sans équivoque à la situation météorologique à l'échelle de l'ensemble de l'aire d'habitat du *Locusta*. Plusieurs phénomènes interviennent : la formation d'une zone de confluence des vents avec convergence, l'abondance des précipitations, l'aptitude au vol et la densité des populations.

II – LES DIFFERENTS TYPES DE TEMPS SUR MADAGASCAR ET LEUR IMPORTANCE POUR LA REALISATION D'UNE ZONE DE CONVERGENCE SUR L'AIRE DE GREGARISATION

1. Généralités

Les possibilités de déplacement des populations solitaires dépendant des conditions météorologiques à l'échelle synoptique. Le rôle de plusieurs types de temps a été démontré. Par analogie il est possible de déduire l'influence de types voisins dont on n'a pas trouvé d'exemples au cours des saisons 1971/72 et 1972/73.

Les apports inter-stationnels sur la plaine côtière de Lavanono ne peuvent provenir que d'un secteur nord-ouest à est. Des vents propices ne se rencontrent qu'à la faveur de la création sur l'Extrême-Sud de l'île d'une zone de convergence. En son absence seuls des apports intra-stationnels sont possibles. Ceux-ci sont observés essentiellement en régime d'alizés dans les types de temps 1a et 2a, et dans des situations dépressionnaires ou perturbées pour lesquelles la zone de convergence est située ailleurs que sur le Sud. Les apports inter-stationnels se rencontrent dans les cas contraires favorisés par les situations de type 1c, 2c, 5c et plus particulièrement 6b, 7c et 8. Les types 8 sont très divers et les cas favorables sont l'exception ; ils jouent cependant un rôle capital par l'importance des apports qu'ils peuvent provoquer en permettant la réalisation optimale des deux facteurs fondamentaux : confluence des vents avec convergence et précipitations.

L'importance des cyclones tropicaux, caractérisant les types de temps 8 et certains types 7, sera tout d'abord analysée puis comparée à celle d'autres situations et en particulier aux types de temps 6b et 7c.

2. Les cyclones tropicaux

Dans tous les cas où la densité des apports allochtones dépasse 50 adultes aux 100 pas un cyclone tropical est impliqué. C'est en effet, ainsi que le remarquait DARNHOFFER (1972), que la plus grande probabilité d'obtenir à la fois de forts vents de secteur nord-nord-est (favorables à des apports) et des précipitations importantes sur l'ensemble du territoire est maximale lorsque «le sud de la Grande Ile subit l'influence de la partie avant d'un cyclone tropical venant du secteur ouest à nord et dont le centre de la trajectoire passe par la région 40-45° E/20-25° S». Toutes les dépressions tropicales ayant entraîné des apports sur la plaine de Lavanono possèdent effectivement ce type de trajectoire (figure 55). Dans tous les autres cas les vents sont de secteur défavorable et leur influence est nulle (figure 56). Les cyclones tropicaux possédant la trajectoire précédemment définie se rencontrent le plus fréquemment de la mi-décembre à la mi-janvier (figure 57). La reproduction R2 se trouve ainsi privilégiée dans ses déplacements ; ses possibilités de concentration sur l'aire de grégarisation s'en trouvent renforcées d'autant. Par ailleurs les cyclones tropicaux peuvent agir directement sur l'île en créant une situation de type 8 (ex. GEORGETTE, AGNES) ou indirectement par l'intermédiaire d'une situation de type 7c en entraînant vers l'Extrême-Sud le front inter-tropical (ex. FLORENCE, ELIANE, CAROLINE). Enfin il semble que la concentration sur la bordure côtière sera d'autant plus durable que le cyclone se comblera après son passage sur l'île empêchant ainsi une rotation des vents et une circulation de secteur sud-sud-ouest. Cependant même si de tels vents se produisent il est probable que leur efficacité est faible ou nulle. En effet, le passage du cyclone est généralement accompagné de pluies ; les adultes allochtones trouvent alors sur la bordure côtière sud des conditions écologiques satisfaisantes et n'ont de ce fait aucune raison de s'envoler de nouveau.

L'importance des cyclones tropicaux sur la grégarisation du criquet migrateur à Madagascar a été soulignée avant nous par TETEFORT et MULLER (1972). Ces auteurs n'abordent cependant pas le problème des populations solitaires et seul l'effet des cyclones sur le déplacement des essaims grégaires est envisagé. Il semble cependant utile de rappeler ici leurs résultats. Une coïncidence est notée entre le passage de cyclones tropicaux dans le sud de Madagascar et les départs d'invasions de 1913, 1922, 1941 et 1961. La propagation des essaims serait déclenchée par des vents forts consécutifs au passage d'un cyclone tropical ou d'une dépression près de l'aire de grégarisation à la fin de la saison chaude. TETEFORT et MULLER ne retiennent comme situations favorables que les types de temps 1c, 6c et 8 mais sans avoir de données suffisamment précises pour conclure. Il semble qu'aucune raison n'existe pour que les déplacements des essaims soient liés exclusivement à ces types de temps. Comme dans le cas du criquet du désert il paraît probable que toutes les zones de convergence des vents vont apporter leur contribution. Dans cette

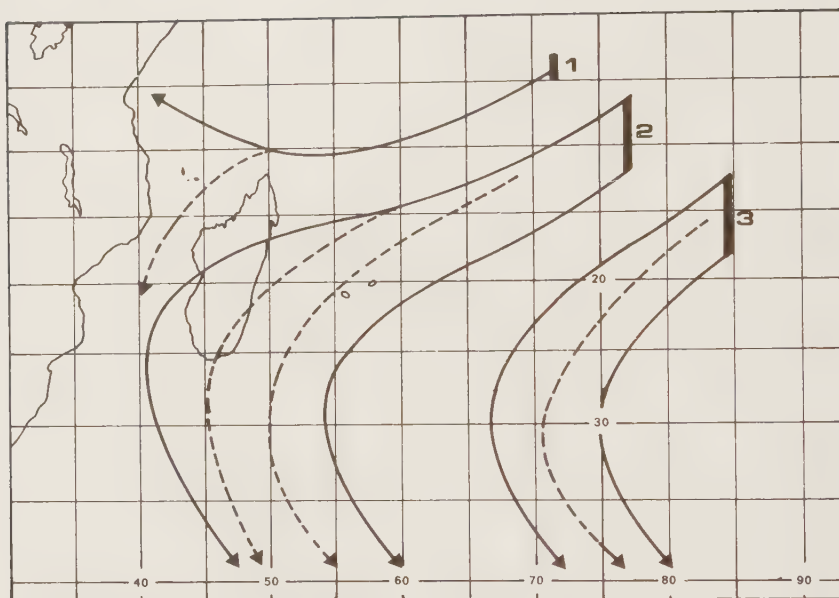


Figure 57. Trajectoires dominantes des cyclones dans l'Océan Indien du Sud-Ouest. D'après la «Revue du Secrétariat Général à l'Aviation Civile», N° 148, novembre 1973.

- 1 Début de saison (décembre)
- 2 Pleine saison (janvier - février)
- 3 Fin de saison (mars - avril)

optique les trois situations précédentes n'ont pas à être privilégiées. Les types 1c, 2c, 5c, 6b, 7b, 7c. et certains types 8, tous caractérisés par la présence sur l'île d'une zone de convergence, peuvent intervenir. Fréquentes en saison chaude, elles doivent participer à la remontée des essaims vers le nord et donc à la propagation de l'invasion lorsque la grégarisation est déjà effectuée, qu'elle ait eu lieu en R3 (janvier à mars) ou en R4 (mars à mai).

Le problème soulevé par TETEFORT et MULLER est donc celui de la propagation des essaims vers le nord à partir de l'aire de grégarisation méridionale. Dans le cas qui nous préoccupe ici, celui de la concentration des populations solitaires sur l'aire de grégarisation, l'attitude à adopter est la même. Les cyclones tropicaux ne sont pas les seuls à intervenir et l'influence de nombreux autres types de temps doit être envisagée.

3. Autres types de temps propices à des concentrations d'adultes solitaires

Nos données montrent que les cyclones tropicaux ne constituent qu'un type de situation météorologique parmi celles pouvant favoriser une zone de convergence sur le Sud et occasionner des concentrations d'adultes solitaires. Un certain nombre de situations dépressionnaires ou perturbées ne doivent pas être négligées. En particulier les situations de types 6b et 7c dans lesquelles des systèmes dépressionnaires favorisent les phénomènes de convergence sur le Sud, soit par l'intermédiaire d'un couloir dépressionnaire sur l'île, soit par le biais d'une dépression active sur la côte sud-ouest. Ces situations créent également des précipitations plus ou moins abondantes sur le Sud-Ouest et sont favorables à des apports inter-stationnels sur l'aire de grégarisation. La plupart des apports de ce type enregistrés de décembre 1971 à mai 1973 correspondent d'ailleurs à des situations de types 6b et 7c. Les apports principaux de la R2, bien que généralement associés depuis 1963 à des cyclones tropicaux, peuvent parfois être rattachés à des situations de type 7c (sans influence d'un cyclone) ; ce fut le cas en janvier 1969 et en novembre 1972. L'importance des apports est restée faible, cependant, en dehors du cas de la R2, c'est une situation de type 7c qui fut responsable en février 1972 de l'apport R3 n° 8 dont la densité était de plusieurs centaines d'adultes par hectare. En définitive, si les cyclones tropicaux semblent pouvoir favoriser au maximum les concentrations sur l'aire de grégarisation, les cas favorables sont relativement rares : 8 en 10 ans, dont 4 seulement ayant entraîné des apports de plus de 50 imagos par hectare. Au contraire les situations de type 6 et 7 sont relativement fréquentes en saison chaude (annexe 2) et même si elles provoquent des concentrations moindres il apparaît qu'elles doivent avoir un effet plus fréquent sur les déplacements des solitaires. En ce sens elles ont vraisemblablement un rôle essentiel sur la dynamique des populations. Toutes les situations de type 6b et 7c observées de 1971 à 1973 ont provoqué des apports inter-stationnels sur la bordure côtière. Par contre un seul cyclone, sur les 6 ayant provoqué des situations de type 8, a eu un effet favorable ; il s'agit de AGNES. Le cas des cyclones tropicaux est donc plutôt à considérer comme une exception, un accident climatologique par rapport à la normale, venant éventuellement favoriser la grégarisation en provoquant une densation plus importante qu'à l'accoutumée sur la bordure côtière.

Un autre type de situation météorologique est susceptible de favoriser assez couramment les déplacements de criquets vers l'aire de grégarisation : les passages de fronts froids polaires. Ceux-ci se rencontrent essentiellement dans des situations de type 1c et 2c de saison fraîche, et 5c et 6c de saisons chaude et intermédiaire. Le passage du front froid est généralement rapide mais l'avant est associé à une zone de convergence, la dépression frontale, qui en passant sur la pointe sud de Madagascar peut favoriser des rassemblements de criquets. A partir de nos données DARNHOFFER (1972) avait soupçonné le rôle des situations de type 1 et 2 mais avait mis l'accent sur les types b, caractérisés par l'approche d'un front froid sur le versant ouest de l'île. En fait, dans la plupart des cas, les types b évoluent vers les types c (puis d)

correspondants, beaucoup plus favorables à une convergence sur le Sud. Au cours des saisons 1971/72 et 1972/73 les types 1c et 2c sont surtout associés à des déplacements locaux. Cependant des fronts froids particulièrement actifs peuvent entraîner des déplacements inter-stationnels ; un cas est noté en septembre 1972 (le n° 18) et un autre en décembre 1965 (le n° 7 ; cf. tableau 21).

Signalons pour terminer qu'en régime d'alizé seuls des déplacements locaux sont possibles. Cependant les phénomènes de brise le long des côtes peuvent contribuer à brasser les populations solitaires au sein d'une zone ne dépassant pas, à l'intérieur des terres, la limite d'influence du front de brise de mer.

III — INFLUENCE DE LA PLUVIOMETRIE

L'importance des précipitations sur l'ensemble du sud-ouest de l'Ile apparaît comme le facteur le plus important après la formation d'une zone de convergence. Deux phénomènes interviennent : superficie concernée et rapidité d'action.

Des pluies abondantes sur une grande partie de l'Ile vont créer dans de nombreuses régions un milieu trop humide pour *Locusta*. Les adultes vont être incités à voler pour fuir des conditions devenues peu propices. Plus la surface affectée par une pluviométrie trop abondante sera grande, plus nombreux seront les criquets participant au déplacement. Au moment de l'envol, les vents de secteur nord-nord-est vont favoriser le déplacement horizontal des imagos ainsi activés et provoquer leur concentration sur l'aire de grégation. Les cas de GEORGETTE ou de AGNES, par exemple, sont à cet égard exemplaires. Ces cyclones présentent une trajectoire idéale et ont été accompagnés de précipitations abondantes sur l'ensemble de l'aire d'habitat. La zone favorable pour *Locusta* se réduit alors à une étroite bande côtière sud-ouest où viennent se concentrer les imagos. Selon une expression de DARNHOFFER (1973) de telles dépressions balayaient littéralement les criquets vers l'Extrême-Sud.

L'absence d'une pluviométrie importante sur l'ensemble du Sud-Ouest explique l'inefficacité biologique de plusieurs cyclones tropicaux qui avaient pourtant une trajectoire appropriée pour créer une zone de convergence sur le Sud. Il en est ainsi de CHRISTINE en 1964 et de HORTENSE en 1973. La pluviométrie est insuffisante pour inciter les imagos à se déplacer. Cette raison explique également en partie la faiblesse des apports R2 en 1972, au mois de novembre, lors du passage sur le Sud d'une dépression extra-tropicale abordant Madagascar par la côte ouest et créant un flux propice de nord-est. La figure 58 montre les superficies affectées par des précipitations supérieures à 100 mm en décembre 1971 et en novembre 1972, c'est à dire les zones où l'optimum pluviométrique est dépassé par excès d'humidité. Bien qu'il s'agisse de cartes isohyètes mensuelles on peut dire que les précipitations sont dues essentiellement aux passages respectivement de AGNES et de la dépression extra-tropicale du 18 au 22 novembre 1972. On constate qu'en novembre 1972 les régions où les précipitations sont supérieures à 100 mm ne représentent qu'une partie minime de l'Ile ; seule une zone localisée à l'est d'une ligne Lavanono-Ambalavao est concernée. Au contraire en 1971 les précipitations sont à peu près partout supérieures à 50 mm et dépassent 100 mm partout au nord d'une ligne allant de Tanandava à Fort-Dauphin. Les précipitations sont donc dans l'ensemble du Sud-Ouest moins abondantes en novembre 1972. Le nombre d'imagos placés dans des conditions écologiques peu propices et susceptibles de migrer est donc moindre.

L'importance des précipitations sur le Sud semble par ailleurs devoir être réalisé brutalement. L'impact des pluies est alors maximal et l'ensemble des imagos activés profite simultanément des conditions aérologiques propices créées par le passage de la dépression. Ainsi en janvier 1973 la pluviométrie mensuelle est favorable à un regroupement des adultes sur le Sud (figure 59) et le bilan mensuel des apports et des départs sur Lavanono est effectivement positif. Cependant, dans le détail, la dépression tropicale DOROTHEE entre le 9 et le 12 janvier — bien que possédant une trajectoire favorable — n'est pas accompagnée d'apports sur la plaine de Lavanono. On constate que les pluies

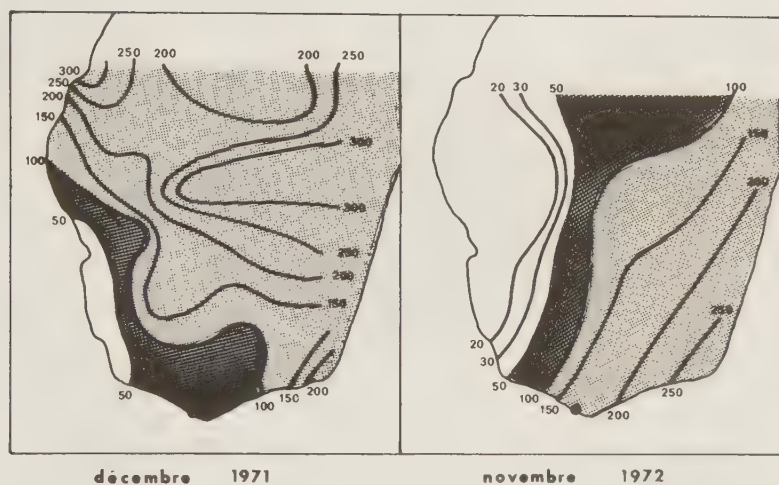


Figure 58. Comparaison des précipitations sur le Sud de Madagascar entre décembre 1971 et novembre 1972.

La superficie affectée par une pluviométrie trop abondante pour le criquet migrateur est moindre en 1972. Ce fait explique en partie des arrivées d'imagos R2 moins nombreuses, en 1972, sur la bordure côtière sud.

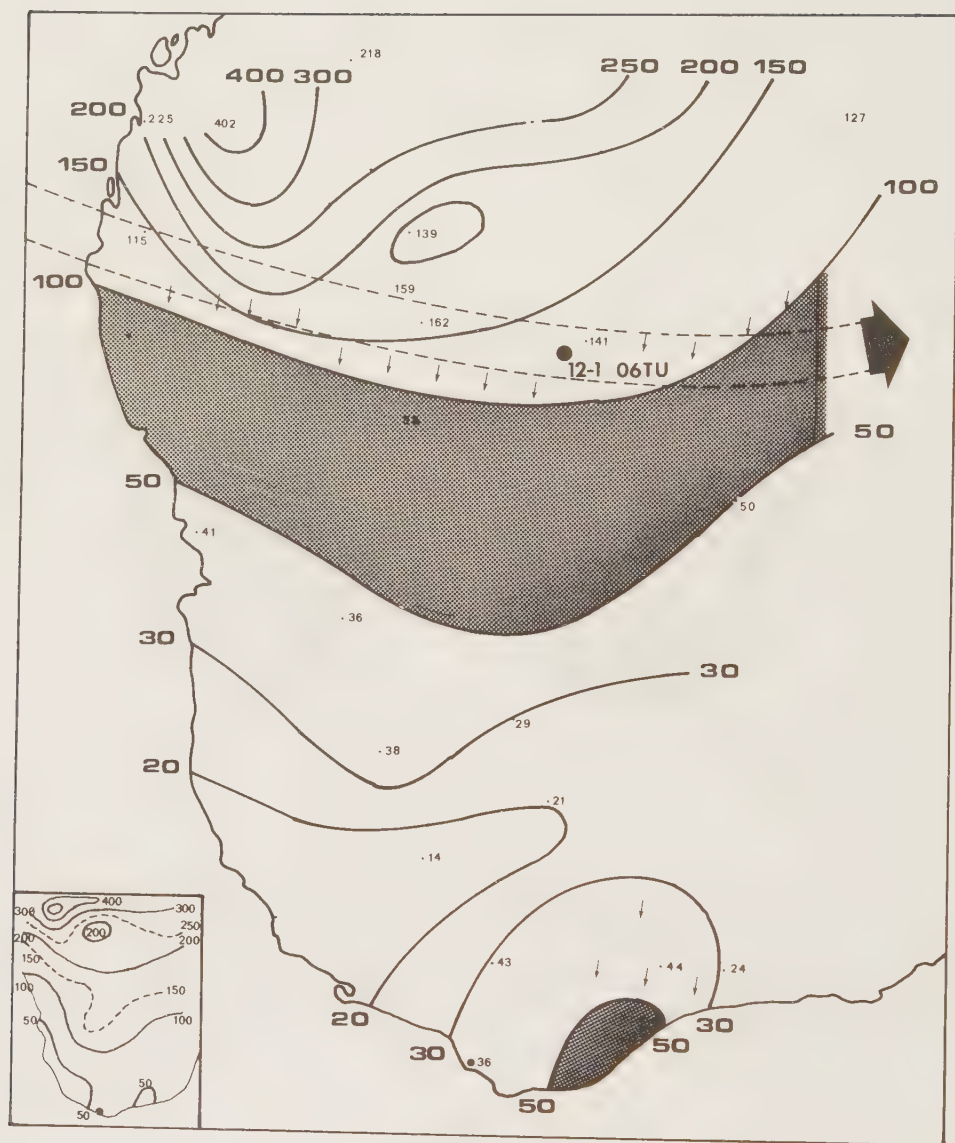


Figure 59. Précipitations provoquées par le passage du cyclone tropical DOROTHEE entre le 9 et le 12 janvier 1973.

La flèche indique la trajectoire du centre de la dépression et le point sa position le 12 janvier à 6 heures TU. Les zones grises correspondent aux régions où la pluviométrie n'est pas trop abondante pour le criquet migrateur et qui vont constituer des pôles de sédentarisation. On voit que la région nord forme une zone de blocage limitant le déplacement des imagos vers le sud.

**Dates d'arrivées des ailes R2
sur la plaine côtière de Lavanono**

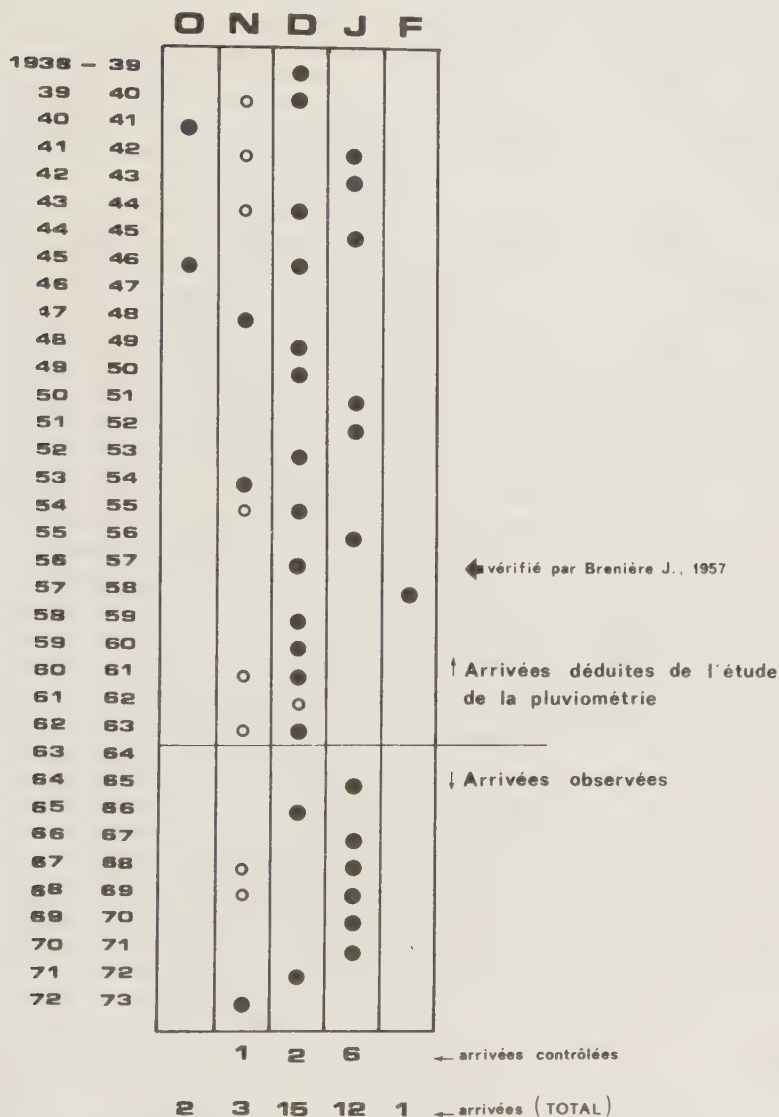


Figure 60. Reconstitution théorique de l'historique des apports R2 sur la plaine de Lavanono d'après l'étude de la pluviométrie.

Les apports massifs de la R2 sont datés du premier mois de la saison pour lequel la pluviométrie atteint l'optimum du criquet migrant.

provoquées par la dépression sont abondantes uniquement au nord de l'aire d'habitat de *Locusta* dans la région du bas Mangoky. Dans toute la zone sud les pluies sont peu importantes sauf dans la région d'Ambovombe, à l'est du cap Sainte-Marie, où elles sont provoquées par une zone de convergence secondaire entre plusieurs systèmes barométriques. Finalement une bande écologique favorable se crée relativement au nord de l'aire d'habitat et constitue un pôle de sédentarisation pour les imagos chassés par les pluies puisque, d'après LAUNOIS (1974a), le criquet migrateur rejoint toujours la première région réalisant les conditions optimales et tend à s'y fixer. Cette bande constitue donc une zone de blocage limitant le déplacement des imagos vers le sud. L'intérêt de précipitations d'emblée importantes sur toute l'aire d'habitat du *Locusta* apparaît ici comme une des conditions nécessaires à une densation maximale sur la bordure côtière, dans les foyers de grégarisation. Elle détermine indirectement la plus ou moins grande simultanéité des pontes sur ces foyers, facteur important de la transformation phasaire.

Abondance des précipitations, rapidité d'avance de la pluviométrie vers le sud, ces deux phénomènes ont la plus grande chance de se réaliser pleinement en début de saison des pluies au cours de la reproduction R2. Ils sont généralement créés par des situations de types 8 ou 7c, celles là même qui peuvent permettre une convergence sur l'Extrême-Sud. Ces situations météorologiques, globalement favorables à des apports abondants de la R2, correspondent aux premières pluies importantes entraînant pour la première fois de la saison la réalisation de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur sur l'Extrême-Sud. L'étude des précipitations peut alors permettre, en l'absence d'observations biologiques, de situer approximativement le mois d'arrivée des imagos R2 sur la bordure côtière et en conséquence de préciser le début de l'année acridienne. Utilisant les données pluviométriques recueillies par DARNHOFFER et LAUNOIS (1973) nous avons pu étudier depuis 1938 l'évolution spatio-temporelle de l'optimum pluviométrique et noter pour chaque année sa date de première réalisation sur l'Extrême-Sud. Il a ainsi été possible de reconstituer théoriquement l'historique des apports R2 sur la plaine côtière de Lavanono pour une période de 35 années (figure 60). On observe 33 cas probables d'apports, dont 10 ont été contrôlés. Ces apports ont évidemment pu s'effectuer en plusieurs fois et à la faveur de situations diverses. Quoi qu'il en soit, ainsi que nous l'avons vérifié, la réalisation de l'optimum sur la plaine correspond à des gains d'imagos positifs par apports de populations allochtones. Seules les saisons 1946/47 et 1963/64 semblent avoir été trop sèches pour permettre aux adultes de s'avancer jusque dans l'Extrême-Sud. 27 cas d'apports sont notés en décembre et janvier, 2 en octobre, 3 en novembre et 1 seul en février. Pour la saison 1956/57, où l'étude des pluies permet de situer les apports R2 en décembre, les arrivées ont été vérifiées sur le terrain par BRENIERE (1957). De 1964 à 1973 tous les cas d'apports correspondent à ceux étudiés précédemment et coïncident sans équivoque avec la réalisation de l'optimum pluviométrique. Remarquons que des apports massifs à l'occasion, par exemple, du passage d'un cyclone tropical (majorité des cas étudiés de 1963 à 1971) n'excluent pas d'autres apports plus faibles venant contribuer à l'augmentation du niveau des populations sur le Sud. Ainsi en 1971/72 outre les apports R2 massifs au moment du passage du cyclone AGNES, on observe 4 autres apports moins importants de populations R2. L'importance des apports R2 n'est évidemment pas connue pour les saisons antérieures à 1963/64. Elle a dû être modulée par l'importance relative des différents facteurs météorologiques énumérés plus haut ainsi que par des facteurs d'ordre biologique qu'il nous faut maintenant aborder.

IV — INFLUENCE DE L'APTITUDE AU VOL ET DE LA DENSITE DES POPULATIONS

L'importance de l'événement météorologique provoquant une zone de convergence et des pluies favorables dépend pour une large part de l'aptitude des imagos à

voler. Pour qu'un maximum d'adultes puisse être concerné par le déplacement, il est nécessaire que cet événement survienne au moment où l'aptitude au vol est maximale. Nous avons vu que des populations d'âges divers sont susceptibles de participer aux déplacements. L'aptitude au vol passe cependant par un maximum après la mue imaginale, en cours de maturation sexuelle, et au milieu des périodes d'interponne (MICHEL, 1972). Il doit donc exister un synchronisme entre le cycle biologique de l'insecte (globalement pour l'ensemble des populations du Sud-Ouest), et le passage de la dépression ou de la perturbation provoquant une transformation du milieu sur de grandes surfaces. Cette coïncidence à la plus grande chance de se produire au cours des mois de décembre et janvier qui correspondent à la fois, d'une part à la période de développement de la R2 et au début de l'augmentation des densités sur l'ensemble du Sud et, d'autre part, à l'époque de passage des situations météorologiques les plus propices. La concordance entre les deux constitue l'une des raisons du caractère privilégié et important des déplacements de la R2 : il s'agit de la reproduction qui a les chances les plus fortes de rencontrer en cours de développement des situations météorologiques favorisant une concentration sur l'Extrême-Sud. Le degré de synchronisation entre les deux peut être plus ou moins lâche et concerner une partie plus ou moins grande des populations du Sud-Ouest. Une avance ou un retard entre la date de passage de la dépression et le moment où l'aptitude au vol est maximal va se traduire par une diminution des imagos aptes à voler et par des apports moins nombreux sur le Sud. Par ailleurs, des effectifs en place vers les mois de novembre-décembre sur l'ensemble de l'aire d'habitat, dépend également en partie la possibilité de densation sur l'aire de grégarisation. On a là un critère permettant de caractériser une situation potentiellement dangereuse. Cet effectif dépend des conditions pluviométriques de saison fraîche. WINTREBERT (1969) notait la nécessité d'une saison fraîche pas trop sèche pour maintenir une population résiduelle à un niveau suffisant sur l'ensemble de l'aire d'habitat et fournir des parents R2 nombreux. TETEFORT et WINTREBERT (1966) remarquaient qu'à la faveur d'une saison fraîche relativement humide le maintien de populations élevées sur l'aire de densation pouvait favoriser la concentration des imagos sur la bordure côtière au début de la saison chaude suivante. La notion d'optimum pluviométrique de LAUNOIS (1974a) permet de quantifier ces assertions et en conséquence de les étudier rationnellement. La probabilité de voir se maintenir des effectifs importants au coeur de la saison fraîche est maximale sur la bordure côtière Antandroy à la faveur d'une petite saison des pluies en mai-juin. Le maintien de l'optimum pluviométrique y permet généralement le développement d'une reproduction supplémentaire R1 bis, qui constitue un facteur de multiplication des effectifs. La réalisation de conditions pluviométriques par trop éloignées de l'optimum sur l'ensemble du Sud-Ouest en saison fraîche peut également permettre le développement assez général d'une reproduction supplémentaire qui a été dénommée R4 bis par LAUNOIS (1972b). Cette reproduction peut, sinon occasionner un développement important, tout au moins limiter les pertes par mortalité. La population R2 et les risques de concentration dangereuse, permettant d'atteindre le seuil critique de grégarisation (de l'ordre de 2000 imagos par hectare), se trouvent accrus d'autant.

CONCLUSIONS

«A l'existence au sol, bidimensionnelle, du solitaire s'oppose la vie dans les trois dimensions de l'espace du grégaire ; la première se déroule dans un microclimat, la seconde doit être analysée à l'échelle macroclimatique». Cette assertion de ALBRECHT (1967), résumant les idées couramment admises sur les différences de comportement entre les deux phases, n'a plus de raison d'être.

L'étude exhaustive des apports de populations solitaires observés sur la plaine côtière de Lavanono de décembre 1971 à mai 1973 ainsi que l'analyse des principaux apports de la R2 qui y ont été notés depuis 1963, ont permis de mettre en évidence l'influence de la météorologie synoptique sur la dynamique des populations solitaires

du Criquet migrateur malgache. En effet, non seulement les populations de cette espèce sont capables de se déplacer par vol à grande distance, mais encore elles obéissent au cours de ces déplacements à l'influence des principaux centres d'actions climatiques. Perturbations, zones de hautes et de basses pressions correspondent à des modifications de la structure de l'atmosphère ayant des répercussions sur la direction et l'ampleur des vols.

Tout comme les grégaires, les solitaires se déplacent en relation avec les zones de confluence et de diffluence des vents et se concentrent au niveau des premières qui sont également, s'il y a convergence, des régions de pluies abondantes. Sur la plaine de Lavanono la relation-fréquemment rapportée entre apports de populations solitaires et pluviométrie locale est la conséquence de la réalisation sur l'Extrême-Sud de Madagascar d'une zone de convergence. De telles zones interviennent vraisemblablement d'une manière courante sur les brassages de populations solitaires sur l'ensemble de l'aire d'habitat, contribuant ainsi à ajuster la position des individus à celle de leur optimum écologique.

Seuls les déplacements à grande distance, inter-stationnels, sont liés à l'existence de ces zones de convergence et donc aux types de temps qui les favorisent, c'est à dire pour l'Extrême-Sud malgache les situations de type 6b, 7c et 8 dans la classification de DUVERGE et dans une moindre mesure les types 1c, 2c et 5c. Les déplacements intra-stationnels se produisent par contre dans des situations marquées par un régime d'alizé, fréquentes en saison fraîche, ou dans des situations dépressionnaires ou perturbées de saison chaude pour lesquelles la zone de convergence est située ailleurs que sur le sud de la Grande Ile. Cette région est alors le siège d'une zone de divergence et seuls des apports correspondant à des déplacements locaux peuvent être notés. La plus grande fréquence des déplacements inter-stationnels observée en saison chaude sur la plaine de Lavanono est la conséquence directe de la plus grande fréquence à cette époque des situations synoptiques favorisant sur cette région la création d'une zone de convergence.

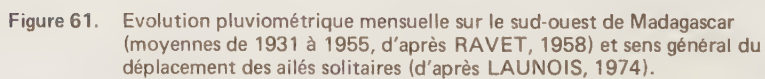
Sur la plaine de Lavanono, et le phénomène peut être étendu à toute l'aire de grégariation au sud-sud-ouest de Madagascar, les concentrations maximales d'adultes solitaires sont observées lorsque la conjonction de plusieurs facteurs favorables est réalisée ; outre la zone de convergence (condition nécessaire), des précipitations abondantes sur toute l'aire d'habitat, un déplacement rapide de l'optimum pluviométrique de l'espèce vers le sud, une aptitude au vol optimale et des effectifs nombreux sont également indispensables. Lorsque ces conditions sont réalisées les précipitations abondantes créent au nord de l'aire d'habitat un milieu trop humide. La majorité des populations de l'Ile est incitée à se déplacer. Les individus sont drainés vers le centre de la zone de convergence où ils se concentrent et où la densité des populations solitaires peut augmenter en quelques heures ou en quelques jours de plusieurs centaines d'adultes par hectare.

Deux situations peuvent réaliser des conditions météorologiques optimales :

- les cyclones tropicaux, situations de type 8. Le cyclone venant du secteur ouest à nord doit voir son centre passer par la région 40-45° E/20-25° S.
- les situations de type 7c correspondant à une descente de la zone de convergence inter-tropicale dans l'Extrême-Sud de l'Ile.

La probabilité d'avoir une situation favorable à une concentration sur la bordure côtière est maximale en décembre et janvier, les types de temps 7c et 8 (avec trajectoire favorable) ayant la plus grande chance de se réaliser à cette époque. C'est ainsi la reproduction R2 qui est privilégiée et qui, en début de saison des pluies, a le maximum de chances de voir ses individus se concentrer sur la bordure côtière sud-ouest. Cette possibilité existe, mais plus faiblement pour la R3. Elle est nulle pour les R4, R1 et R1 bis.

Cette accumulation d'adultes solitaires sur la multitude de clairières que comporte la bordure côtière Antandroy constitue un facteur de concentration des pontes risquant de conduire la reproduction suivante à une grégarisation. La réalisation d'une telle concentration potentiellement dangereuse dépend avant tout des effectifs de la reproduction R2 en début de saison chaude sur l'ensemble de l'aire d'habitat de *Locusta*.



< 50 mm



→

CHAPITRE 5

L'ORIENTATION DES DEPLACEMENTS

INTRODUCTION

L'orientation des déplacements des adultes solitaires du criquet migrateur est fournie d'une façon générale par la théorie de l'optimum pluviométrique. Elle est illustrée par les études de marquages-recaptures de TETEFORT et les dénombrements de populations effectués par plusieurs auteurs en divers points de l'aire d'habitat. L'analyse de la répartition des populations allochtones de la R2 sur la plaine côtière Karimbola permet, par ailleurs, de mettre en évidence l'influence de plusieurs facteurs contribuant à faciliter les déplacements selon des orientations privilégiées et intervenant ainsi sur les possibilités de concentration de l'espèce.

A — LA THEORIE DE L'OPTIMUM PLUVIOMETRIQUE ET L'ORIENTATION DES DEPLACEMENTS

La théorie de l'optimum pluviométrique (LAUNOIS, 1974a) montre que l'orientation des vols des adultes solitaires est déterminée, au moins partiellement, par l'évolution spatio-temporelle des précipitations (figure 61). Une étude du déplacement annuel moyen de l'optimum pluviométrique permet de reconnaître au sein du Sud-Ouest de Madagascar plusieurs **aires saisonnières de reproduction**, complémentaires, et entre lesquelles les populations solitaires de *Locusta* se déplacent au fur et à mesure qu'elles deviennent fonctionnelles (c'est à dire optimales pour la reproduction).

On peut ainsi distinguer (figure 62) :

- une Aire de Multiplication Initiale (AMI)
- une Aire Transitoire de Multiplication (ATM)
- une Aire de Densation (AD).

L'évolution pluviométrique saisonnière favorise en moyenne le déplacement des aîlés de la R2 et de la R3 vers la côte sud-ouest et le déplacement des aîlés de la R4 vers l'intérieur des terres. Nous avons vu que l'avance de la pluviométrie vers le sud-ouest coïncide au cours de la saison chaude avec l'augmentation de la fréquence des situations météorologiques aptes à favoriser des déplacements et à créer une accumulation d'aîlés sur l'aire de densation. Les situations des saisons de transition (comme le type 5 de DUVERGE) favorisent une convergence plutôt vers le nord de l'aire d'habitat et sont plus favorables à une accumulation sur les aires initiale et transitoire de multiplication.

B — LES MARQUAGES-RECAPTURES ET LES DENOMBREMENTS DE POPULATIONS

Dans le cadre de la théorie précédente, c'est à dire d'un déplacement NE-SW des adultes de la R2 et de la R3, et SW-NE pour ceux de la R4, on doit s'attendre, selon la région considérée, à des arrivées ou à des départs en début ou en fin de saison chaude. Diverses études, basées sur des dénombrements de populations et réalisées en divers points de l'aire d'habitat du criquet migrateur, permettent de mettre en évidence de tels mouvements de populations solitaires aux époques prévues :

- Sur l'aire de multiplication initiale : des départs avec le début de la saison des pluies (décembre) et des arrivées en fin de saison chaude (avril) sont vérifiés par LECOQ (1972a) au niveau du plateau de l'Horombe (région de l'AMI n° 4, figure 62).
- Sur l'aire transitoire de multiplication : des arrivées en décembre et en janvier sont observées par WINTREBERT (1969), LAUNOIS et LAUNOIS-LUONG (1971), LAUNOIS (1972a) sur le plateau de Betioky (région de l'ATM n° 2).

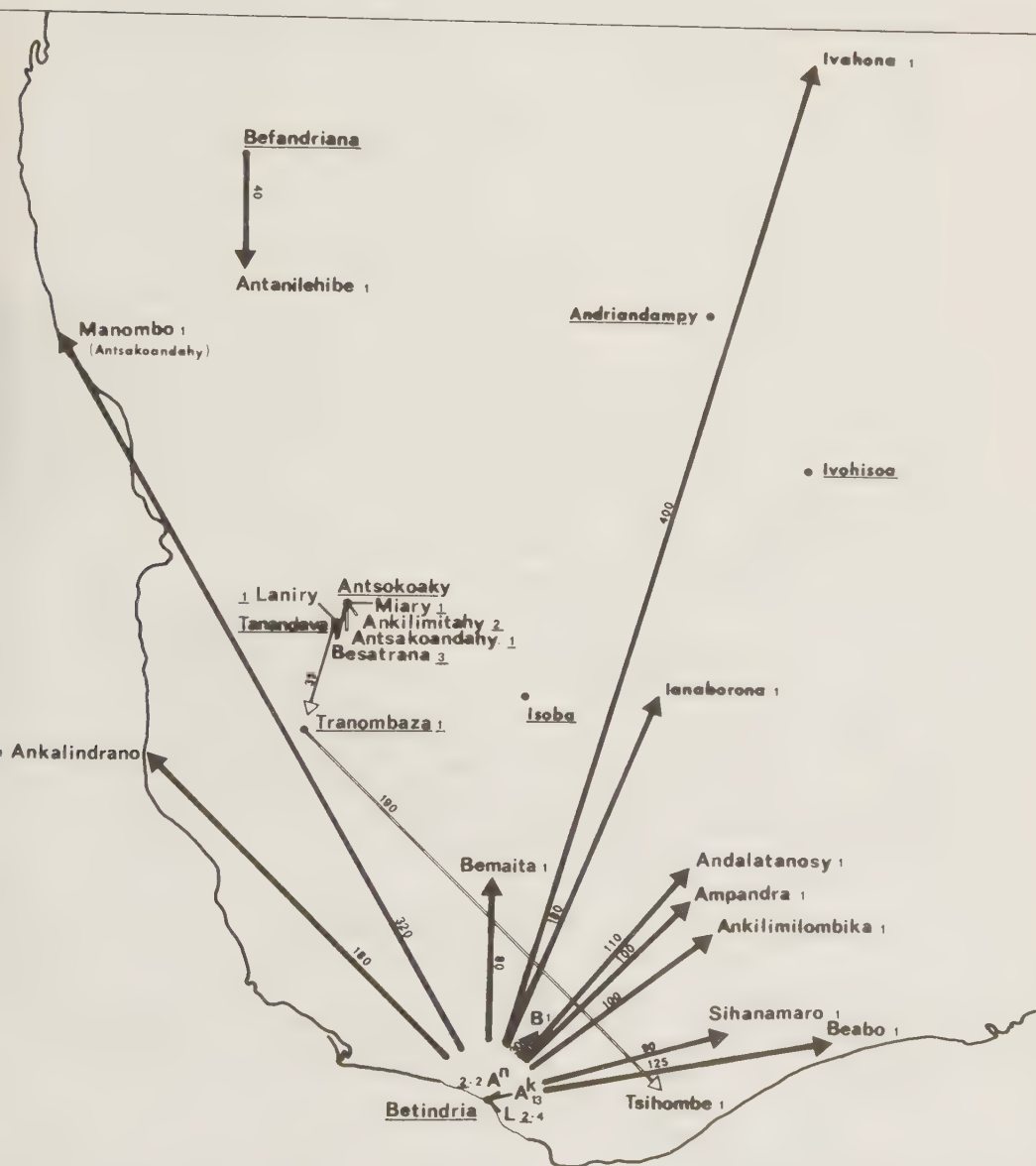


Figure 62. Limites des aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude pour le criquet migrateur et zonation en ensembles fonctionnels (d'après LAUNOIS, 1974).

1 à 4 ensembles fonctionnels d'aires complémentaires

■ stations d'étude où les dénombrements de populations ont confirmé le schéma général des déplacements saisonniers.

Figure 63. Résultats des campagnes de marquages-recaptures réalisées par TETEFORT en 1966, 1965 et 1960 (partiel).
D'après TETEFORT et al. (1966) et TETEFORT (1966b).



● Isoba Stations de marquage

Beabo ¹ Stations de recaptures et nombre d'adultes recapturés (chiffres soulignés : adultes R3, chiffres non soulignés : R4)

Flèches blanches : adultes R3 (et distance parcourue en km)

Flèches noires : adultes R4

B, Beloha — Aⁿ, Ananademby village — A^k, Ankatrafay — L, Lavanono.

— Sur l'aire de densation : des arrivées en décembre et janvier, et des départs en avril et mai sont vérifiés par LECOQ (1972b et présente étude) sur la plaine côtière de Lavanono (région de l'AD n° 4).

L'orientation des déplacements peut être illustrée par les résultats des campagnes de marquages-recaptures effectuées par TETEFORT au cours des saisons 1959/60, 1965/66 (TETEFORT et al., 1966 ; TETEFORT, 1966b). Si l'on tient compte des réserves exprimées plus haut concernant le représentativité statistique et la nature fréquemment *transiens* des individus marqués, on peut néanmoins considérer que les résultats ainsi obtenus visualisent de façon spectaculaire des directions possibles de déplacements et fournissent une idée de l'ampleur qu'ils peuvent atteindre.

Pour les deux dernières campagnes de TETEFORT un total de 503701 adultes a été marqué (au sein de populations dont la densité en R4 atteignait parfois 300 aux 100 pas et constituées d'individus *transiens congregans* à 75 %). Quarante huit adultes marqués ont été recapturés entre quelques jours et plusieurs mois après leur date de marquage, soit un pourcentage de recapture de 1 pour 10000 environ. Les meilleurs résultats ont été obtenus pour les individus de la R3 marqués sur le plateau de Betioky (stations de Tanandava et d'Antsokoaky) et de la R4 sur la plaine côtière Karimbola (station de Betindria). Les recaptures ont été effectuées par l'ensemble du service de surveillance et de lutte anti-acridienne, soit une vingtaine d'équipes prospectant mensuellement plus de 400 stations acridiennes réparties sur l'ensemble du sud-ouest de l'Ile. C'est dire l'énorme infra-structure nécessaire pour des résultats aléatoires et un pourcentage très faible de recaptures. Ces travaux ont cependant permis de montrer les points suivants :

- les ailés de la deuxième reproduction de saison chaude (R3), marqués en février et mars, adoptent une direction générale comprise à l'intérieur d'un secteur SW à E (de l'aire transitoire de multiplication vers l'aire de densation).
- les ailés de la troisième reproduction de saison chaude (R4) abandonnent rapidement les stations estivales du sud en avril-mai, 5 à 10 jours après la mue imaginale avec prédominance des déplacements vers l'est et le nord-est (figure 63).

Cette orientation générale NNE-SSW en début des pluies et en sens inverse en fin des pluies correspond au schéma pluviométrique d'une année moyenne. Cette notion est en fait toute relative en climat semi-aride à aride. Chaque année, si elle peut être considérée comme une variante à l'intérieur d'un gradient pluviométrique assez stable, présente cependant une grande originalité. Cette dernière détermine les modalités annuelles des déplacements, influe sur leur orientation et leur ampleur. DARNHOFFER et LAUNOIS (1973) ont montré que depuis 35 années pas une seule ne correspondait exactement au schéma moyen.

C — LES VOIES PRIVILEGIEES DE DEPLACEMENTS

La notion de voies privilégiées de déplacement et de couloir de migration a été introduite récemment par LAUNOIS (1972c) et LECOQ (1972c) pour expliquer certaines particularités de distribution des populations migrantes. La mise en évidence de ces voies repose sur l'étude de la répartition des imagos allochtones R2 dans les stations d'arrivées au niveau de l'aire de densation.

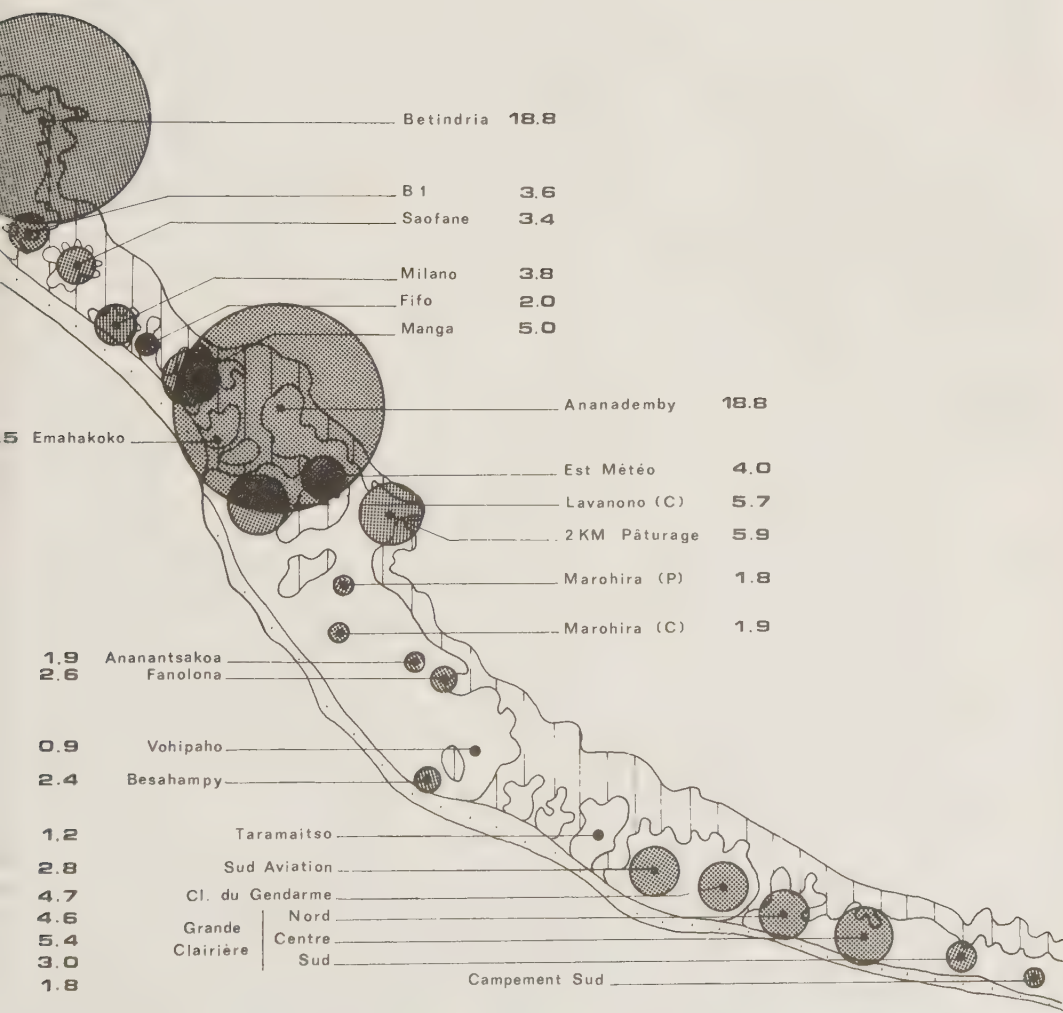
I — RESULTATS

L'étude des tableaux 19 et 20 nous a permis de montrer l'existence régulière d'apports d'adultes solitaires de la R2 depuis le début des observations biologiques sur la plaine côtière Karimbola. Ces tableaux révèlent également une forte hétérogénéité quant à l'abondance relative de ces apports selon les stations. Ceux-ci sont beaucoup plus denses sur les régions de Betindria et d'Ananademby, c'est-à-dire sur

Figure 64. Répartition des imagos allochtones R2 sur la plaine côtière Karimbola.

Moyenne de 1963 à 1973. Chaque cercle a un diamètre proportionnel à l'augmentation de l'indice d'abondance aux 100 pas occasionnée par les apports sur la station correspondante.

(Le nom de chaque station est accompagné de la densité moyenne d'imagos allochtones R2).



le nord de la plaine, que sur les stations du sud. Cette hétérogénéité de distribution des imagos allochtones apparaît très clairement sur la figure 64 représentant l'importance moyenne des apports R2 sur les principales stations de la plaine côtière pour la période 1963-73. Deux pôles d'arrivées apparaissent nettement sur les stations de Betindria et d'Ananademby. Elles constituent les deux zones de la plaine côtière Karimbola recevant régulièrement en début de saison des pluies la presque totalité des individus allochtones de la R2. En moyenne les arrivées sont généralement plus nombreuses sur Betindria que sur Ananademby, à une seule exception près. Au cours de la saison 1967/68 seule la station d'Ananademby enregistre des apports R2 ; ceux-ci sont nuls sur Betindria sans que l'on puisse en donner la raison. Par ailleurs les différences de densité entre le nord et le sud de la plaine apparaissent surtout bien marquées à partir de la saison 1967/68. C'est en effet à partir de cette époque que les apports deviennent plus abondants à la faveur d'une recrudescence des situations météorologiques favorables.

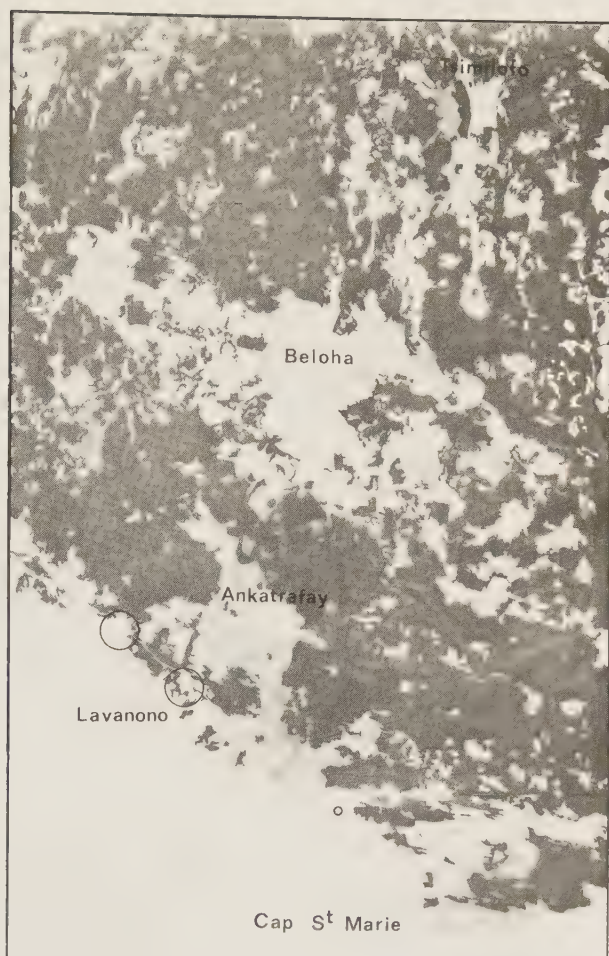
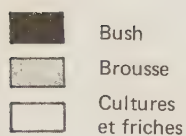
Dans le cadre des déplacements inter-stationnels il semblerait logique de s'attendre à une répartition au hasard des imagos sur la bordure côtière. En fait il n'en est rien et des études sur les caractéristiques locales des stations, menées avec l'aide d'un éco-botaniste, ne permettent nullement d'expliquer ce phénomène (DURANTON, c.p.). Nous avons ainsi été amené à considérer quels facteurs peuvent influencer, en cours de vol, sur la direction des imagos, hormis bien sûr la direction du vent qui détermine l'orientation générale du déplacement. Nous avons alors porté notre attention sur l'environnement de la plaine côtière. Celle-ci est bordée au nord par le plateau Karimbola. A partir des cartes de l'I.G.N.* au 1/100000ème nous avons dressé un schéma topographique des principales zones défrichées (cultures, friches et pâturages), embroussaillées et boisées (bush). Une étude de la répartition de ces différentes formations végétales révèle, sur le plateau Karimbola, l'existence d'axes privilégiés selon lesquels le défrichement est maximum. L'orientation de ces axes permet de rendre compte de la répartition hétérogène des imagos allochtones sur la bordure côtière (figure 65). Un tel axe, orienté NNE-SSW, relie les zones de Tsimilofa, Beloha, Ankatrafay et vient déboucher sur la partie nord de la plaine de Lavanono. Immédiatement en regard de cette dernière il est possible d'individualiser deux branches, l'une se dirigeant vers la zone d'Anademby et l'autre vers celle de Betindria. Cet axe constitue ainsi une sorte de voie reliant, à travers la zone côtière de bush, les régions d'origine des imagos allochtones (AMI et ATM) aux lieux où sont observées les plus fortes concentrations d'immigrants (aire de densation). Une troisième branche de cette voie principale Tsimilofa-Beloha-Lavanono part de la zone d'Ankatrafay pour se diriger vers le sud de la plaine. Cette voie est cependant nettement moins marquée que les deux autres et l'embroussaillage y est important. Par ailleurs elle se trouve orientée NW-SE, c'est-à-dire perpendiculairement aux deux autres et à la direction générale des vents permettant des apports sur la plaine. Elle doit plutôt, lors d'un déplacement sous l'influence de vents de NNE, constituer un frein à l'avance des adultes. Une autre voie sensiblement orientée E-W débouche sur l'Extrême-Sud de la plaine ; elle semble pouvoir y expliquer des densités d'imagos allochtones légèrement plus élevées qu'au centre.

II — DISCUSSION

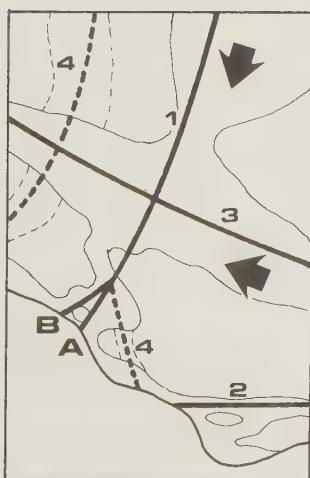
Lors des apports R2 s'effectuant sous l'influence de vents de secteur NNE, les voies de défrichement, de même orientation générale, canaliseront les imagos en vol. Il s'agit là de l'hypothèse la plus plausible. Les principales orientations adoptées dans ces conditions par les insectes permettent alors parfaitement d'expliquer la répartition contagieuse sur la bordure côtière. On peut parler à propos de ces axes de défrichement de véritables «voies privilégiées de déplacement» guidant les imagos en vol, à la faveur d'un vent dominant convenablement orienté. Au lieu de se disperser sur l'ensemble

* Institut Géographique National.

A



B



0 10km

Figure 65. Les voies privilégiées de déplacement de l'extrême sud de Madagascar.

- A . Topographie
 B . Interprétation :
 1 – Voie principale Beloha-Ankatrafay-Lavanono (A : Ananademby, B: Betindria) fonctionnant avec les vents de NNE.
 2 et 3 – Voies transversales fonctionnant avec les alizés de SE.
 4 – Voies secondaires (défrichement moindre).

de la côte, les adultes se concentrent en certains endroits situés le long ou à l'extrémité de ces axes de défrichement. En ces points, la densation peut être considérable et les possibilités de grégarisation s'en trouvent renforcées.

De tels axes peuvent se retrouver sur l'ensemble de la bordure côtière sud-ouest de Madagascar recouverte de bush. D'orientation N-S à NE-SW, ils favorisent alors une concentration des imagos sur les foyers de grégarisation de l'aire de densation en début de saison des pluies. Certains, d'orientation générale E-W, seraient susceptibles de jouer un rôle à la faveur des vents alizés de secteur E à SE. C'est le cas de l'axe décrit pour Lavanono, débouchant sur la partie sud de la plaine et également pour un axe plus important passant par la région de Beloha (n° 3 figure 65). Plus généralement, chaque type de vent dominant permettrait le fonctionnement de tout un ensemble de voies privilégiées de déplacement de même orientation générale. Le type «défrichement» n'est d'ailleurs pas le seul et le relief est également susceptible de jouer un rôle important dans la canalisation des insectes en vol. En fait, trois types de voies de déplacement existent : orographiques, hydrographiques et de défrichement. Leurs caractéristiques sont décrites en détail dans une étude de DURANTON, LAUNOIS-LUONG, LAUNOIS et LECOQ (1975).

L'existence des voies privilégiées de déplacement a conduit à individualiser, au sein des aires saisonnières de reproduction, plusieurs ensembles fonctionnels d'aires complémentaires entre lesquelles les possibilités d'échanges sont augmentées (figure 62 ; DURANTON et al, 1975). L'ensemble n° 4 dont fait partie la plaine côtière Karimbola comporte :

- Une aire de multiplication initiale : partie interne du rebord Manambien (région de Tsivory) et région de Beraketa.
- Une aire transitoire de multiplication : bordure de la pénéplaine de Bekily, Ampanihy, Bekitro, Antanimora ; partie sud du cirque Manambien et l'Androy mandraréen.
- Une aire de densation : partie occidentale de l'Androy (plateau et plaine côtière Karimbola).

La zone de Beraketa semble bien constituer une aire d'origine possible pour les individus arrivant sur la plaine côtière et nous avons pu vérifier la coïncidence entre le moment des départs des jeunes populations sur l'une et celui des arrivées sur l'autre (LECOQ, 1972c). Cependant ces ensembles fonctionnels ne délimitent que des axes principaux de déplacements. Si les insectes arrivant sur la région de Lavanono ont un maximum de chances de provenir des AMI 4 et ATM 4 cela n'exclue nullement des mouvements entre les différents systèmes d'aires complémentaires comme le montre d'ailleurs les résultats des campagnes de marquages de TETEFORT.

Le mode de fonctionnement des voies privilégiées de déplacement de type défrichement demeure incertain. Deux hypothèses peuvent être avancées. La première fait intervenir un phénomène local de convergence. Pendant la journée, les zones défrichées et cultivées s'échauffent plus et plus rapidement que les zones de bush. Les friches et les cultures correspondent alors à une région de convergence locale. Le phénomène persiste jusqu'au début de la nuit, heure à laquelle les adultes solitaires semblent se déplacer préférentiellement. Ils profiteraient donc de cette zone de convergence qui les canaliserait, favorisant leur vol à la faveur de courants ascendants. Le phénomène semble devoir s'annuler vers le milieu de la nuit et s'inverser. Les zones de cultures, se refroidissant plus rapidement que le bush, deviennent le siège de courants descendants et le centre d'une zone de divergence. Les insectes en vol se trouvent alors rabattus vers le sol et sont déposés préférentiellement sur le trajet de ces zones défrichées. Cette hypothèse fournit à la fois une explication à la canalisation des insectes par les voies de défrichement et à leur atterrissage préférentiel sur les zones de cultures. Dans ce contexte, les voies de déplacement peuvent aussi bien être considérées comme des zones privilégiées d'atterrissage. Ce système, pour fonctionner, semble devoir exiger un vent général assez faible afin que les effets de convergence locale puissent s'exprimer.

La deuxième hypothèse fait intervenir un phénomène de phototaxie. On désigne sous ce nom (in CHAUVIN, 1956) la tendance manifestée par beaucoup d'insectes

à suivre la limite entre des bandes blanches et noires. Dans le cas présent, survolées à basses altitudes (500 m environ), ces voies de déplacement constituent d'immenses trouées claires au sein des zones de bush qui apparaissent beaucoup plus sombres. Le contraste est encore renforcé par les faibles luminosités au moment du crépuscule. La limite de séparation entre les zones sombres de bush et les zones claires défrichées pourrait contribuer à modifier l'orientation de l'insecte et la direction du vol.

CONCLUSIONS

L'orientation des déplacements des adultes solitaires du criquet migrateur est déterminée dans ses lignes générales par l'évolution saisonnière de la pluviométrie. Le mouvement d'ensemble est NNE-SSW en début de saison des pluies et s'inverse à l'approche de la saison fraîche. Plus précisément la direction des vols correspond à un flux d'insectes orienté en fonction de la position de l'optimum pluviométrique de l'espèce. Les particularités de l'évolution pluviométrique saisonnière et annuelle déterminent simplement des variations à partir du schéma précédent. L'orientation des vols est également influencée par l'existence de voies privilégiées de déplacements et de couloirs de migration. Au niveau de leur point d'aboutissement sur l'aire de densation les possibilités de concentration d'adultes solitaires sont considérablement renforcées.

CHAPITRE 6

DYNAMIQUE LOCALE

INTRODUCTION

On a longtemps considéré que les populations solitaires du criquet migrateur menaient une vie sédentaire et se reproduisaient essentiellement sur place. Nous avons déjà eu l'occasion de rappeler que l'on opposait cette caractéristique «fondamentale» de la vie solitaire aux déplacements à longue distance des individus grégaires. Nous avons démontré que cette distinction n'avait plus de raison d'être et qu'elle résultait simplement de la plus grande difficulté d'observer et d'étudier les déplacements par vol des solitaires. Ceux-ci ont lieu à toute époque de l'année et concernent parfois des populations assez nombreuses. On peut alors se demander quel est l'impact de ces populations migrantes sur la dynamique locale des individus solitaires et en particulier dans quelle mesure elles peuvent contribuer à favoriser le passage de la phase solitaire à la phase grégaire. Dans un récent travail (LECOQ, 1972a) nous avons conclu à l'ignorance à peu près complète dans laquelle on se trouvait à l'époque. Un élément de réponse nous est maintenant fourni par la mise en évidence de la possibilité de concentration qui se trouve renforcée du fait même des déplacements selon certaines orientations. Il nous faut alors préciser, dans le cadre d'une meilleure compréhension du phénomène de grégation, l'importance relative que l'on peut attribuer d'une part à la concentration des individus solitaires migrants et d'autre part au degré de réussite des populations locales. A cette fin, nous allons étudier les différents facteurs de la dynamique des populations : durée de vie et fécondité des femelles, durée et potentialités de développement des œufs et des larves. Toutes ces données seront établies sur des populations entières vivant dans leur milieu naturel. Nous pourrions finalement, par l'introduction de quelques éléments d'analyse démographique, établir des tables de vie pour l'ensemble des reproductions étudiées. En particulier le calcul du taux net de reproduction, nous permettra d'étudier les possibilités de grégation dans l'hypothèse d'une population fermée et de situer comparativement l'importance des déplacements de solitaires comme facteur de réussite des pullulations.

A — FECONDITE DES FEMELLES

I — METHODE D'ETUDE DU FONCTIONNEMENT OVARIEN

L'étude anatomique et fonctionnelle des ovaires a été réalisée selon une méthode élaborée par LAUNOIS (1972a). Des échantillons de la population sont prélevés régulièrement sur les deux stations d'étude et les femelles disséquées. L'analyse repose sur le dénombrement des ovarioles et l'étude anatomique des calices. Deux formations peuvent être distinguées à ce niveau :

- des corps résiduels (ou corps blancs) : amas blanchâtres représentant une trace de ponte et correspondant à l'enveloppe de cellules folliculaires qui entourait l'ovocyte.
- des corps de résorption (ou corps oranges) : il s'agit des restes d'un ovocyte dégénéré ayant arrêté sa croissance à un moment quelconque de son développement. Il est composé d'une enveloppe de cellules folliculaires dégénérées et d'un amas central de résidus vitellins et pigmentaires de couleur orange.

L'étude de la base des ovarioles permet :

- de connaître le nombre de pontes effectuées par les femelles sauvages et de distinguer ainsi des femelles unipares, bipares...
- de calculer le nombre d'œufs produits à chaque ponte : il suffit de compter les traces d'ovulation correspondant aux ovocytes 1, 2, 3...

Selon LAUNOIS (1972a) cette analyse peut être conduite aisément pour les trois ou quatre premiers ovocytes et permet de reconstituer les caractéristiques des trois premières pontes d'une femelle. Pratiquement cette limite n'est nullement contraignante car peu de femelles pondent plus de trois fois dans la nature contrairement à ce que l'on peut observer au laboratoire. Par ailleurs seul l'ovaire droit est analysé, LAUNOIS (l.c.) ayant montré que la variabilité entre les deux ovaires est faible.

Ainsi le passé ovarien de chaque femelle est accessible dans les conditions naturelles. L'étude de la physiologie de la reproduction des femelles sauvages ne pose plus de problème et les densités d'œufs sur le terrain (pour peu qu'il n'y ait pas d'échanges) peuvent être déterminées uniquement à partir des résultats de cette analyse et de la connaissance des densités de femelles fécondes sur les stations. Il n'est nullement besoin de recourir à des recherches d'oothèques, toujours longues pour des résultats aléatoires surtout dans le cas de populations solitaires en densité très faible. 3384 femelles ont été disséquées selon cette méthode et près de 200000 ovarioles étudiées, ce qui représente 2483 pontes recensées avec précision. Pour aboutir à un échantillonnage d'une telle importance à partir de recherches d'oothèques sur le terrain il eut fallu décaper plusieurs dizaines d'hectares de sol.

II — RESULTATS

1. Nombre d'ovarioles

Le nombre d'ovarioles par femelle détermine la limite supérieure théorique du nombre d'œufs par ponte. L'influence des déplacements de populations étant mise à part (cf. chapitre 2), le nombre d'ovarioles des populations strictement autochtones dépend de la densité parentale. La corrélation entre ces deux paramètres implique de ne considérer que les valeurs du nombre d'ovarioles des reproductions purement autochtones, c'est à dire essentiellement R3 72, R4₁ 72, R1 72, R1 bis 72 et R2₁ 72. Pour l'année 1973 les reproductions autochtones sont trop peu importantes par rapport aux populations allochtones d'origine inconnue. En considérant uniquement les reproductions citées on constate que le nombre d'ovarioles par femelle est inversement proportionnel au logarithme de la densité parentale (figure 66). La corrélation est assez bonne bien que, d'une part, les populations naturelles soient toujours d'origine mixte (allochtones et autochtones en proportions diverses) et que d'autre part il soit difficile de fixer avec précision la densité parentale, celle-ci pouvant varier largement à l'intérieur d'une reproduction (la connaissance précise des durées de développement est alors absolument indispensable). Il semble qu'en ce domaine nos données soient les seules recueillies sur des populations naturelles avec celles de LAUNOIS (1974b). Cet auteur montre que le groupement d'adultes solitaires du criquet migrateur en cage d'élevage sur le terrain pendant au moins 15 jours de la vie reproductive entraîne une diminution significative du nombre d'ovarioles (environ 20 ovarioles par femelles, de 106 chez les parents solitaires à 86 dans la descendance). Ces résultats et les nôtres sont en accord avec les connaissances obtenues en laboratoire sur les effets transmis du groupement. On sait depuis les études de ALBRECHT, VERDIER et BLACKITH (1959), PAPILLON (1960), TCHELEBI-PAPILLON (1962) que le groupement influe sur le nombre d'ovarioles et que ce dernier est plus faible chez les adultes grégaires. Nos travaux et ceux de LAUNOIS (1974b) confirment ces données dans la nature et les complètent dans la mesure où ils montrent que l'effet du groupement est ressenti à l'intérieur même de populations demeurant typiquement solitaires à tous points de vue.

Le nombre d'ovarioles par femelle, au sein des populations solitaires étudiées, varie à l'intérieur de limites assez étroites : de 107,5 en moyenne pour la R4 résiduelle sur Betindria en 1972 à 127,0 pour la R2 autochtone la même année sur Ananademy (cf. tableau 10). Les valeurs individuelles extrêmes sont de 70 et de 158 ovarioles par femelle.

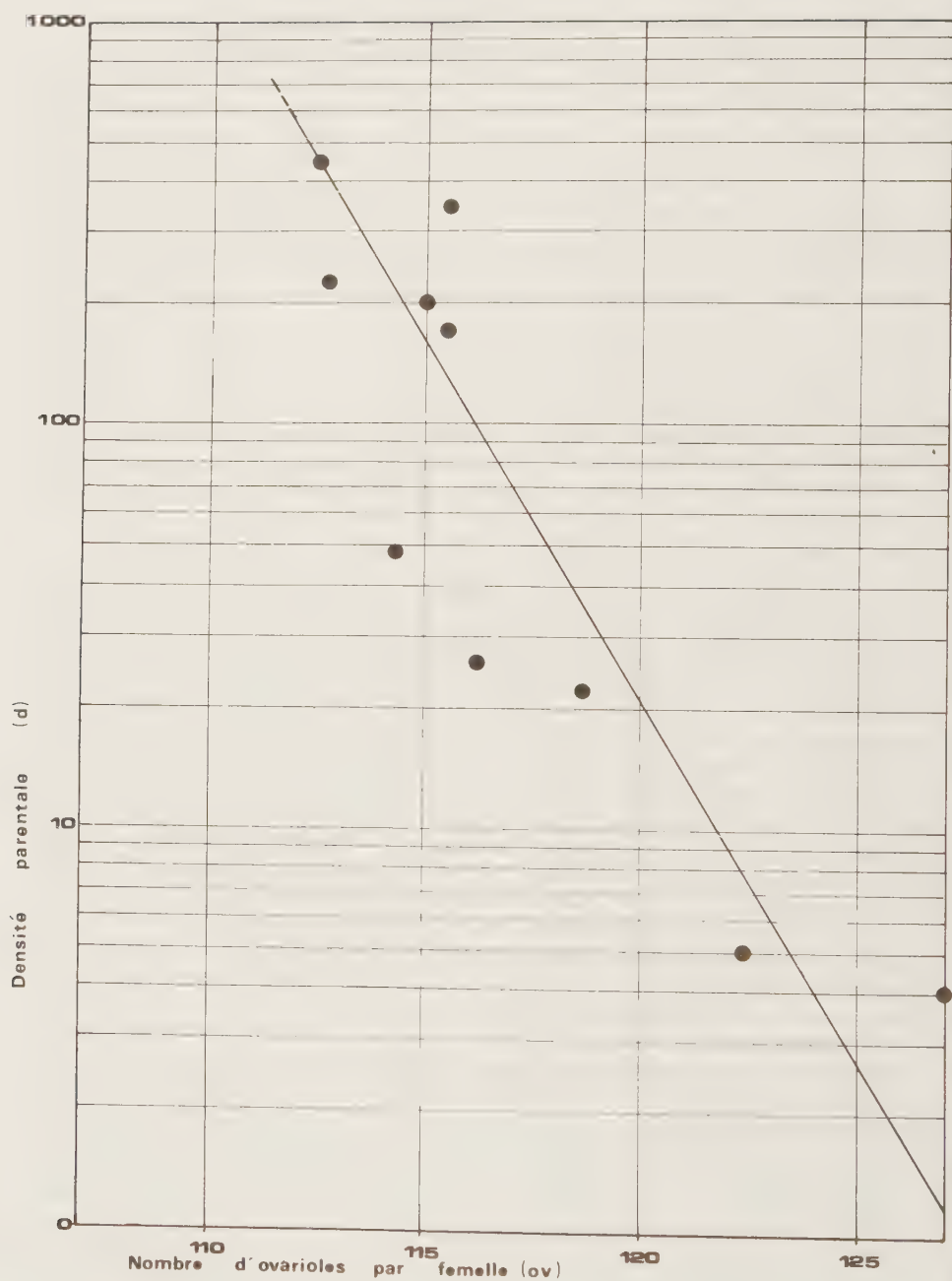


Figure 66. Relation entre le nombre d'ovarioles par femelle (ov) et la densité parentale (d).

Equation de la droite de régression : $OV = 126,622 - 5,505 \log d$
 Coefficient de corrélation : 0,884

La variabilité du nombre moyen d'ovarioles est donc faible entre populations et reproductions différentes. Le coefficient de variation ne dépasse pas 1,2 et en conséquence le nombre d'œufs par ponte dépend peu de ce paramètre.

2. Pourcentage d'ovarioles fonctionnelles

Le pourcentage d'ovarioles fonctionnelles, c'est-à-dire d'ovarioles ayant contribué à une ponte par l'émission d'un ovocyte, a été calculé pour chacune des pontes déposées par les femelles disséquées. Cette valeur constitue un bon critère permettant de juger de la qualité du biotope et de suivre l'influence de ses variations sur la physiologie des femelles. Le pourcentage d'ovarioles fonctionnelles à la dernière ponte (qu'il s'agisse d'une première, deuxième ou troisième,...) a seul été retenu car il intègre l'influence des facteurs du milieu au cours d'un laps de temps relativement homogène pour les différentes femelles. Cet intervalle est compris entre i et $i - r$ (i , date d'échantillonnage ; r , rythme de ponte) ou i et $i - pr$ (pr , durée de la période post-reproductive) dans le cas de femelles en périodes post-reproductive.

Le pourcentage d'ovarioles fonctionnelles à la dernière ponte (OF) est essentiellement corrélé à la pluviométrie locale et, dans la mesure où celle-ci est identique sur nos deux stations, il y suit des évolutions parallèles (figures 67 et 68). Les périodes sèches sont caractérisées par un rendement ovarien voisin ou inférieur à 50 %. Après des pluies abondantes il croît très rapidement et une augmentation est généralement notée dès la prospection suivante. Ainsi sur Betindria, au début du mois de décembre 1971, le pourcentage d'ovarioles fonctionnelles chez les premières femelles allochtones arrivées au début du mois est de l'ordre de 55 % au sein d'une végétation qui demeure sèche dans son ensemble. Dès les premières pluies cycloniques, entre le 20 et le 25 décembre, la végétation reverdit et l'on assiste à une remontée spectaculaire du rendement ovarien jusqu'à un niveau voisin de 70 à 80 %. Il se maintient courant janvier, ne baissant que vers la fin du mois sous l'influence de la sécheresse jusqu'à 60 %. Avec les pluies abondantes de février et l'arrivée de jeunes femelles de la R3 on assiste à une nouvelle remontée jusqu'à plus de 90 %, niveau qui se maintient jusqu'à la fin du mois. L'établissement d'une longue période sèche de la mi-mars au début mai provoque une chute du pourcentage d'ovarioles fonctionnelles vers des valeurs voisines de 50 %.

De tels exemples de l'influence de la pluviométrie sur la physiologie de ponte des femelles pourraient être multipliés. Le maximum moyen de fonctionnement ovarien se situe sur Betindria avec plus de 90 % en février 1972. Le minimum est de l'ordre de 40 % sur Ananademby en pleine période sèche au cours du mois de mars 1973. Le facteur de variation reste donc là encore assez faible, de l'ordre de 2,3.

Dans le détail cependant les pourcentages individuels de fonctionnement ovarien peuvent varier largement entre 0 et 100. Ainsi les périodes pluvieuses sont marquées par l'apparition de femelles à haut rendement ovarien pour lesquelles le nombre d'ovarioles constitue la seule limite au nombre d'œufs par ponte. Ces femelles s'observent aussi bien en saison chaude qu'en saison fraîche à partir du moment où les précipitations sont abondantes et la végétation turgescence. La saison 1972/73 étant plus sèche que la précédente on n'y enregistre que 6 femelles à haut rendement ovarien contre 32 au cours de la saison 1971/72 (0,6 contre 2,3 % des femelles).

Pour une même femelle le rendement ovarien diffère significativement de la première à la dernière ponte (tableau 23). Pour la première ponte, sur l'ensemble de nos observations, il n'est que de 64,2 % ; il passe à 79,9 % en deuxième ponte puis à 83,3 % pour la troisième. Il y a donc une amélioration progressive du fonctionnement ovarien des femelles, dans la mesure où les conditions pluviométriques restent propices. La première vitellogénèse est dans l'ensemble plus difficile à réaliser.

Enfin une catégorie particulière de femelles doit retenir notre attention : celle présentant des cycles complets de régressions ovocytaires. Ces femelles sont maintenues à l'état nullipare et n'apparaissent pas dans les calculs de rendement ovarien (à moins qu'elles n'aient déposé une ponte après une ou plusieurs régressions) et méritent une place à part dans cette étude de part leur importance fondamentale.

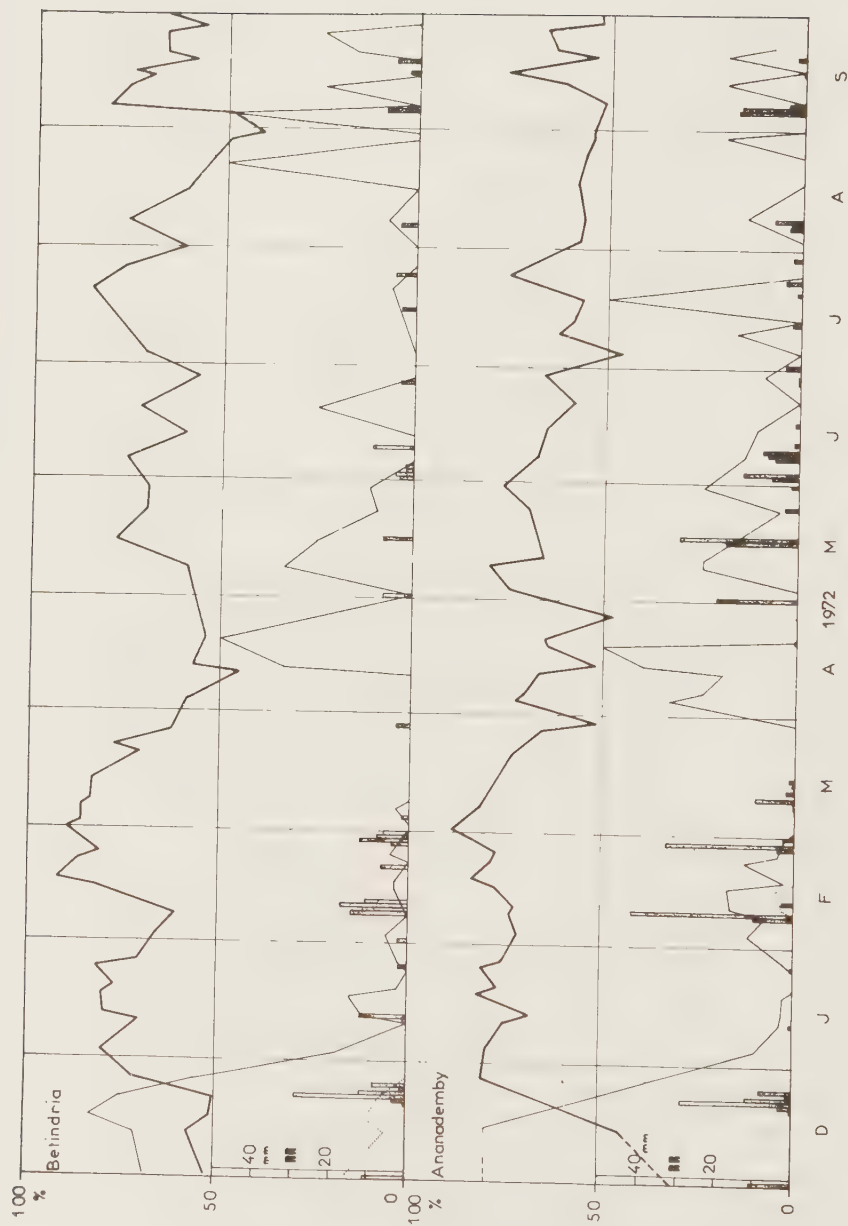


Figure 67. Evolution du rendement ovarien des femelles (déc. 1971 - sept. 1972).

— Pourcentage d'ovarioles fonctionnelles
 - - - Pourcentage de cycles de vitellogenèse entièrement régressés
 Pourcentage de femelles ayant régressé deux cycles complets

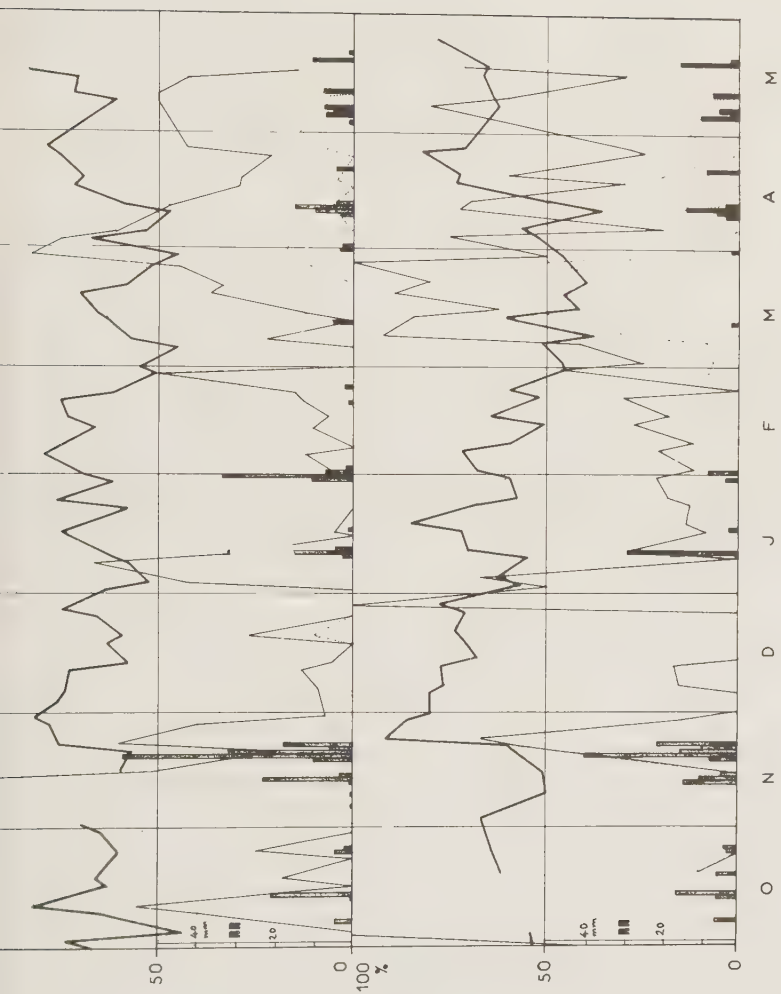


Figure 68. Evolution du rendement ovarien des femelles (oct. 1972 - mai 1973)

Légendes : cf. figure 67.

Tableau 23. Pourcentage d'ovarioles fonctionnelles en fonction du rang de la ponte et des régressions antérieures.

		Betindria	Ananademby	Total
SR	P1	65.1 $\pm$ 0.5	63.1 $\pm$ 0.6	64.2 $\pm$ 0.4
	P2	80.1 $\pm$ 0.7	79.6 $\pm$ 0.7	79.9 $\pm$ 0.5
	P3	86.6 $\pm$ 3.2	80.1 $\pm$ 3.7	83.3 $\pm$ 2.5
R	P1	61.0 $\pm$ 1.7	59.1 $\pm$ 1.6	59.9 $\pm$ 1.2
	P2	81.4 $\pm$ 3.4	74.0 $\pm$ 3.4	77.2 $\pm$ 2.4

SR femelles n'ayant jamais effectué de régression complète de tout un étage d'ovocytes

R femelles ayant régressé au moins une fois un étage entier d'ovocytes

P1 à P3 première à troisième ponte

Les différences entre P1, P2 et P3 ainsi que celles entre les femelles avec et sans régressions complètes sont significatives au seuil de 0.95 (test de comparaison de deux pourcentages expérimentaux).

3. Cycles complets de régressions ovocytaires

Des femelles présentant un ou plusieurs étages complets d'ovocytes régressés apparaissent au cours des périodes sèches. En moyenne, de décembre 1971 à juin 1973, 18,4 % des cycles de vitellogénèse régressent entièrement. Ce pourcentage * varie cependant largement en fonction des saisons (figures 67 et 68). Elevé à la fin de la saison chaude et sèche en décembre 1971, il est de l'ordre de 70 à 80 % sur les deux stations. Il baisse rapidement avec les pluies cycloniques et le renouvellement de la population pour devenir inférieur à 10 en janvier 1972. Il s'annule finalement vers la fin du mois de février à la suite des pluies abondantes et de l'apparition des jeunes adultes de la R3. Ce pourcentage est également très important au cours de la période sèche de février-mars 1973 et dépasse 50 %. Au cours de la saison fraîche 1972 il reste assez élevé (20 % en moyenne) malgré des pluies régulières.

Ces phénomènes de régressions complètes sont très spectaculaires au cœur des périodes chaudes et sèches. Il arrive alors que la majorité des femelles présente un, deux ou même trois étages complets de corps de résorption. Ainsi, pour reprendre l'exemple du mois de décembre 1971, sur l'ensemble des stations de la plaine côtière Karimbola on note plus de 70 % de cycles complètement régressés. Seule une faible fraction de la population arrive à pondre, avec un rendement ovarien faible de l'ordre de 50 % ou moins début décembre. A l'époque le phénomène est général sur l'ensemble du Sud-Ouest de l'île affecté par la sécheresse depuis le mois de juin. En octobre 1971 une prospection nous a révélé que sur l'ensemble de la plaine côtière Antandroy, la péninsule de Bekily-Fotadrevo et le cirque Manambien (c'est à dire sensiblement l'ensemble fonctionnel n° 4) environ 64 % des cycles régressaient entièrement. La figure 69 représente l'analyse ovarienne d'une population prélevée sur la station de Tsimory, dans le cirque Manambien, le 15 octobre 1971. Sept femelles sur treize (58 %) ont régressé complètement leur premier cycle de vitellogénèse. Pour l'ensemble des ovarioles de la population c'est 76 % des ovocytes 1 qui ont régressé. Les régressions sont encore nombreuses pour les ovocytes 2 et 3, respectivement 61 et 22 %.

Quelle est l'importance de ce phénomène de régression qui revêt une telle ampleur pendant les périodes sèches ? Remarquons tout d'abord qu'au cours des années pluviométriquement normales les deux principales périodes sèches se situent, pour l'aire de densation, en avril et en septembre (début et fin de saison chaude), c'est dire que les régressions affectent alors essentiellement les populations R1, R1 bis et R4 résiduelle. Les individus des reproductions R2, R3 et les jeunes R4 ne sont pas normalement affectés. On voit cependant que l'introduction de périodes sèches assez longues au cours de la saison chaude 1972/73 a perturbé ce schéma.

Par ailleurs on doit constater que les femelles présentant un ou plusieurs cycles complets de régressions possèdent ensuite un pourcentage d'ovarioles fonctionnelles légèrement inférieur à la normale. La différence est significative (tableau 23) mais reste minime : 4,3 % pour la première ponte ; elle s'atténue à la deuxième ponte et n'est plus alors que de 2,7 % par rapport aux femelles bipares n'ayant jamais effectué de régression complète. Nous n'avons observé aucune femelle ayant régressé 3 cycles complets et ayant réussi à pondre par la suite.

La régression complète d'un étage d'ovocytes apparaît donc comme un choc physiologique relativement léger traduisant l'adversité momentanée des conditions du milieu et l'impossibilité pour la femelle de mener à bien la maturation de ses œufs. Ce phénomène n'affecte que très peu les possibilités reproductives ultérieures des femelles. Le point important ne réside pas tant dans la différence minime, de

* Ce pourcentage est calculé de la manière suivante :
$$\frac{\text{nombre de cycle de vitellogénèse ayant conduit à l'apparition de corps de résorption}}{\text{nombre total de cycles de vitellogénèse menés à terme (qu'il y ait ou non eu ponte)}} \times 100$$

Figure 69. Analyse ovarienne d'une population femelle capturée en saison sèche sur la station de Tsivory le 15 octobre 1971.

On notera l'abondance des régressions ovocytaires et chez certaines femelles l'hétérogénéité de croissance des ovocytes.

O1 O2 O3			ANALYSE PAR FEMELLE										T	%		
△	●	○											33	5.1		
●	○	○											50	7.4		
△	○	○											14	2.2		
●	○	○											39	6.0		
△	△	○											16	2.5		
●	△	○											79	12.2		
△	●	○											68	10.5		
●	●	○											184	28.4		
△	△	○											5	0.8		
△	●	○											13	2.0		
●	△	○											2	0.3		
●	●	○											4	0.6		
△	△	○											1	0.2		
△	●	○											5	0.8		
●	△	○											14	2.2		
●	●	○											122	18.8		
ov.			51	53	54	51	44	56	47	55	55	49	53	49	51	649
P1			16 15 14 20 24 25 22 29 32 39													
P2			10										6 20			

ov. nombre d'ovarioles
P1 nombre d'œufs à la première ponte
P2 nombre d'œufs à la deuxième ponte
T, % totaux et pourcentages d'ovarioles des différentes catégories
O1, O2, O3 état des trois premiers ovocytes :

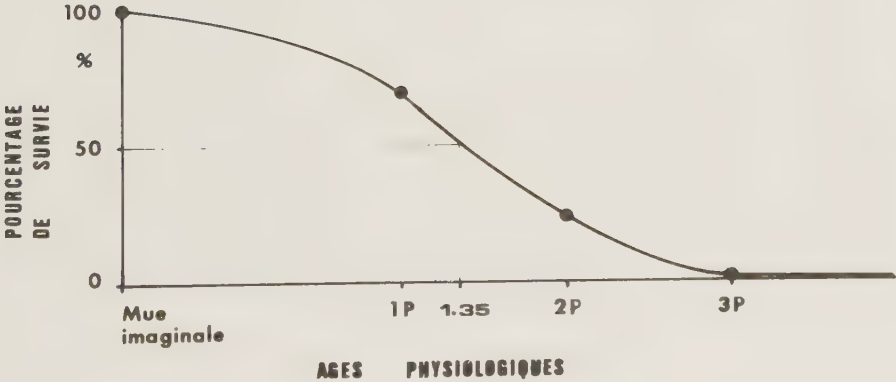
- ovocyte en pré-vitellogenèse
- ovocyte en vitellogenèse
- corps résiduel
- corps de résorption
- ovocyte chorionné

Tableau 24. Influence des cycles complets de régressions ovocytaires sur la probabilité de ponte.

	NP	1P	2P	3P ou plus
SR	0.287	0.456	0.248	0.009
1R	0.444	0.484	0.072	0.
2R	0.910	0.090	0.	0.
T	0.315	0.455	0.222	0.008

OR } femelles n'ayant jamais régressé un étage entier d'ovocytes
1R } femelles ayant régressé un (ou deux) étages entiers
2R } d'ovocytes
T } totaux
NP à 3P } probabilité, pour les femelles de chacune des catégories
précédentes, de ne pas pondre ou de
déposer une, deux ou trois pontes.

Figure 70. Courbe de mortalité imaginaire pour les populations femelles (calculée d'après la probabilité de ponte).



fonctionnement ovarien que dans le fait que ces femelles restent improductives une partie de leur vie. La longévité écologique des femelles limitant le nombre de pontes qu'elles peuvent effectuer dans la nature à un chiffre assez bas compris entre un et deux, le fait de régresser un ou plusieurs cycles complètement retire à ces femelles une grande partie de leurs chances de survivre assez longtemps pour mener à bien un deuxième ou un troisième cycle conduisant au dépôt d'une oothèque. Sur 552 femelles étudiées présentant un ou plusieurs cycles de régressions, 62,2 % n'avaient pas pondu, 33,0 % avaient déposé une ponte (avec les rendements mentionnés plus haut) et 4,8 % deux pontes. Le tableau 24 montre clairement l'influence de ces régressions complètes sur la probabilité de ponte. Celle-ci n'est plus que de 0,09 après deux régressions complètes.

Les périodes sèches affectent donc peu les potentialités des femelles qui s'avèrent capables de récupérer très rapidement un fonctionnement ovarien normal après des pluies suffisantes. Elles entraînent par contre une perte considérable du nombre d'œufs qui auraient pu être normalement déposés sur le terrain.

4. Nombre d'œufs par ponte

Le nombre d'œufs par ponte est déterminé par la structure anatomique de l'ovaire et le pourcentage d'ovarioles fonctionnelles chez les femelles fécondes. Ses variations reflètent donc essentiellement l'évolution pluviométrique. Selon les populations étudiées le nombre moyen d'œufs par ponte varie de 55 pour la R4 en mars 1973 à 94 pour la R2 en novembre 1972 (tableau 25).

Les valeurs extrêmes individuelles observées sont de 8 et de 138 œufs par ponte.

5. Nombre de pontes par femelle féconde

Le nombre de pontes par femelle féconde varie très peu d'un mois sur l'autre (tableau 26). Les valeurs moyennes mensuelles se modifient essentiellement en fonction du renouvellement des populations. Les valeurs voisines de 1 observées en décembre 1971 et novembre 1972 sont dues à l'apparition en fin de mois de jeunes imagos allochtones ; les premières pontes sont alors déposées vers la fin du mois et les secondes au début du mois suivant. La moyenne générale sur deux années peut alors fournir une bonne estimation du nombre de pontes déposé par les femelles dans la nature, soit 1,35 (étant entendu que la probabilité de capture de chaque classe d'âge est sensiblement identique).

Le tableau 24 montre comment se répartissent les pontes. Sans régressions une femelle venant d'effectuer sa mue imaginale a environ 81 % de chances d'effectuer une ponte, dont 52 % de déposer une seule oothèque, 28 % d'en déposer deux et seulement 1 % de déposer trois oothèques ou plus de trois. Ces pourcentages baissent considérablement si le milieu devient défavorable, du fait des régressions complètes. Globalement, sur l'ensemble des deux années, on peut admettre que les phénomènes d'apports et de départs se compensent et que la décroissance des effectifs du stade nullipare au stade tripare est due essentiellement à la mortalité naturelle. La courbe représentant l'évolution de la probabilité de ponte en fonction du temps peut alors fournir une approximation de la courbe de survie (figure 70).

6. Rythme de ponte et délai de ponte

Le délai de ponte correspond à l'intervalle de temps séparant la mue imaginale de la première ponte. Le rythme de ponte correspond au nombre de jours entre deux pontes successives.

Le rythme de ponte, r , peut être calculé graphiquement par l'étude des évolutions comparées des densités de femelles unipares, bipares et tripares. Cette détermination n'est cependant possible que si les populations autochtones sont prédominantes.

Tableau 25 — Nombre moyen d'œufs par ponte par reproduction.

	BETINDRIA		ANANADEMBY	
R2 ₁	65.7 ± 3.8	(55)	55.0	(1)
R2 ₂	89.0 ± 2.4	(233)	90.6 ± 2.6	(229)
R3	91.9 ± 2.3	(214)	89.7 ± 2.2	(251)
R4 ₁	76.0 ± 5.5	(57)	74.7 ± 5.8	(62)
R4 _R	71.1 ± 6.3	(34)	72.7 ± 7.9	(20)
R1	80.8 ± 7.0	(39)	68.7 ± 5.3	(38)
R1 _R	61.2 ± 11.6	(8)	66.8 ± 5.7	(24)
R1 bis	77.7 ± 3.9	(82)	70.7 ± 6.2	(33)
R2 ₁	77.2 ± 9.2	(10)	68.0 ± 22.2	(4)
R2 ₂	88.2 ± 5.2	(69)	93.5 ± 12.7	(13)
R2 _R	74.7 ± 4.0	(92)	81.6 ± 4.5	(66)
R3	78.6 ± 2.8	(201)	74.7 ± 3.7	(134)
R4 ₁	67.3 ± 3.1	(144)	55.4 ± 3.7	(92)
R4 ₂	81.7 ± 4.3	(57)	77.8 ± 8.2	(33)
R1	54.8 ± 23.6	(5)	60.8 ± 17.0	(5)

Le nombre de pontes recensées est indiqué entre parenthèses.

Tableau 26 — Nombre de pontes par femelle féconde.

	BETINDRIA			ANANADEMBY	
1971	O	1.88	(15/8)	1.83	(11/6)
	N	—		1.00	(1/1)
	D	1.00	(43/43)	1.05	(22/21)
1972	J	1.48	(239/161)	1.51	(245/162)
	F	1.55	(150/97)	1.53	(255/167)
	M	1.45	(144/99)	1.41	(62/44)
	A	1.25	(10/8)	1.05	(22/21)
	M	1.25	(35/28)	1.41	(38/27)
	J	1.46	(35/24)	1.44	(46/32)
	J	1.64	(23/14)	1.67	(20/12)
	A	1.32	(25/19)	1.28	(23/18)
	S	1.27	(38/30)	1.25	(30/24)
	O	1.31	(51/39)	1.80	(9/5)
	N	1.11	(52/47)	1.40	(21/15)
	D	1.23	(95/77)	1.22	(56/46)
1973	J	1.27	(109/86)	1.30	(57/44)
	F	1.23	(138/112)	1.18	(98/83)
	M	1.14	(66/58)	1.22	(33/27)
	A	1.16	(71/61)	1.17	(35/30)
	M	1.75	(14/8)	1.25	(15/12)
	J	1.00	(3/3)	1.00	(3/3)

Entre parenthèses : Nombre de pontes recensées / Nombre de femelles pares disséquées.

Elle est délicate, voire impossible, lorsqu'il y a de nombreux apports extérieurs. Seules 6 déterminations du rythme de ponte ont pu être effectuées de cette manière.

Il est par ailleurs possible de calculer r à partir des résultats des dissections, selon la formule :

$$\frac{r}{g} = \frac{P}{P'}$$

où r est le rythme de ponte, g la durée de la gravidité (temps de rétention des ovocytes chorionnés dans les ova. ioles), P le nombre de femelles fécondes et P' le nombre de femelles gravides recensées (c'est à dire présentant dans les ovarioles des ovocytes chorionnés prêts à la ponte). La durée de la gravidité a été déterminée en insectarium à Betioky-Sud par LAUNOIS-LUONG (1975 et c.p.) ; elle est égale à 1,6 jours et reste sensiblement constante ce qui nous permet d'utiliser ici cette valeur. L'application mensuelle de la formule précédente conduit aux résultats de la figure 71 où r est exprimé en fonction de la température moyenne mensuelle de l'air mesurée sous abri à 180 cm, t. L'équation de la droite de régression est :

$$r = 35,780 - 1,111 t.$$

La formule précédente n'est qu'approchée dans la mesure où elle ne tient pas compte de la durée de la période post-reproductive (mais nous verrons qu'elle est peu différente de r) et des phénomènes de déplacements de femelles fécondes (dont on peut considérer dans une certaine mesure qu'ils se compensent à l'échelle mensuelle). Les résultats ainsi obtenus coïncident cependant bien avec les déterminations graphiques. L'application de l'équation ci-dessus permet de calculer les valeurs moyennes mensuelles du rythme de ponte qui varie, selon la saison, de 4,5 à 15,5 jours (tableau 27). Pour les températures élevées le rythme de ponte est sensiblement identique à celui observé par LAUNOIS (c.p.) à Betioky ; par contre la différence s'accroît pour les basses températures. Il faut probablement voir là l'effet du facteur alimentaire qui ressort au fur et à mesure que la température s'éloigne de l'optimum thermique, la végétation de la plaine côtière Karimbola étant très différente de celle du plateau de Betioky.

Une formule voisine de la précédente peut être établie pour le calcul du délai de ponte :

$$\frac{Dp}{Dt} = \frac{NP}{M}$$

où Dp représente le délai de ponte, NP le nombre de femelles nullipares capturées, M le nombre de femelles à téguments mous et Dt le temps de durcissement des téguments qui sera déterminé par ailleurs (paragraphe C.2 de ce chapitre). Là encore la formule n'est strictement exacte que pour une évolution autochtone. Les mois où les apports et les départs sont importants donnent des estimations sans signification réelle et ne peuvent être évidemment gardés en ligne de compte. La formule n'a été appliquée que pour les mois où les émergences sont importantes. Des estimations graphiques ont également été réalisées et fournissent des valeurs recoupant sensiblement celles obtenues par application de la formule ci-dessus : 12 jours en février 1972 (R3) et 25 jours en juillet de la même année (R1).

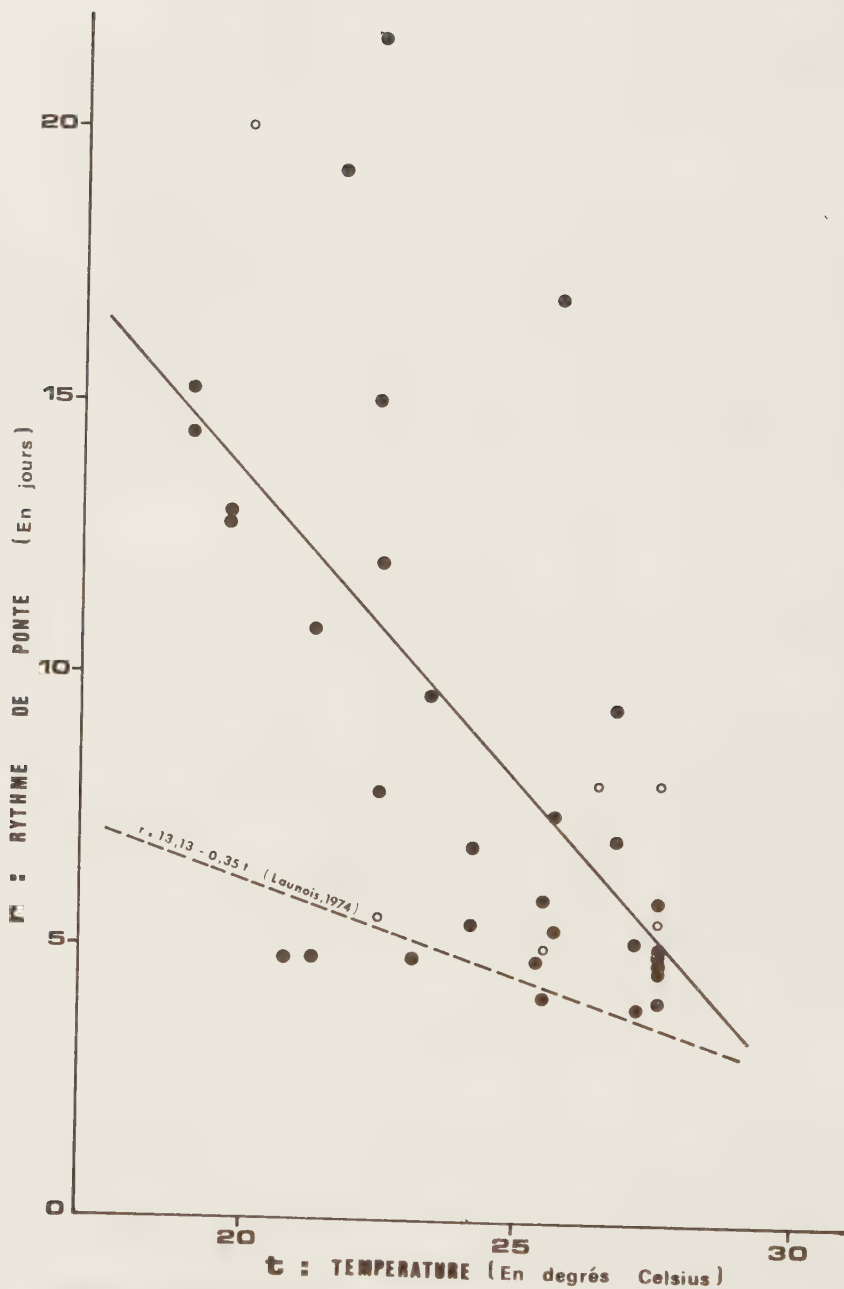


Figure 71. Variation du rythme de ponte moyen mensuel en fonction de la température de l'air sous abri à 180 cm.

$$r = 35,780 - 1,111 t \quad \text{coefficient de corrélation : } 0,6415$$

$$\text{variance de la ponte : } 0,0601$$

Points blancs : déterminations graphiques

Points noirs : déterminations à partir des résultats des dissections.

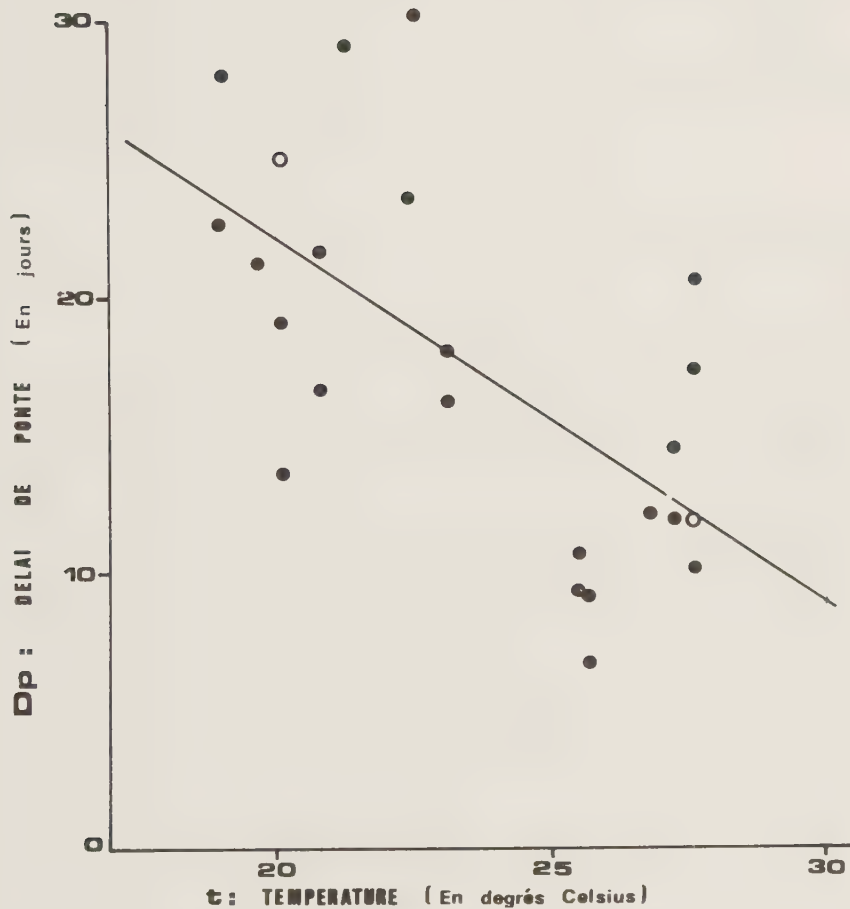


Figure 72. Variation du délai de ponte moyen mensuel en fonction de la température sous abri à 180 cm.

$$Dp = 48,274 - 1,309 t$$

coefficient de corrélation : 0,6074
variance de la pente : 0,1446

Points blancs : déterminations graphiques

Points noirs : déterminations à partir des résultats des dissections.

Tableau 27 — Rythme de ponte moyen mensuel (calculé d'après la température moyenne de l'air sous abri : $r = 35,780 - 1,111 t$).

1971	O	10.1	1972	S	12.4
	N	10.2		O	10.4
	D	7.9		N	11.1
1972	J	5.4		D	7.5
	F	5.4	1973	J	5.4
	M	7.8		F	6.3
	A	7.5		M	5.9
	M	11.2		A	9.2
	J	14.1		M	11.9
	J	13.7		J	12.9
	A	14.9			

Tableau 28 — Délai de ponte moyen mensuel (calculé d'après la température moyenne de l'air sous abri : $Dp = 48,274 - 1,309 t$).

1971	O	17.9	1972	S	20.6
	N	18.0		O	18.3
	D	15.3		N	19.1
1972	J	12.4		D	14.9
	F	12.4	1973	J	12.4
	M	15.2		F	13.5
	A	14.9		M	12.9
	M	19.2		A	16.8
	J	22.7		M	20.1
	J	22.2		J	21.3
	A	23.6			

Le délai de ponte dépend également de la température (figure 72). L'équation de la droite de régression est :

$$Dp = 48,274 - 1,309 t$$

Dp varie selon la saison de 12 à 24 jours (tableau 28).

7. Durée de la période post-reproductive

La période post-reproductive représente le laps de temps entre la dernière ponte d'une femelle et la date de sa mort. Cette période est en l'état actuel impossible à déterminer sur le terrain. On doit avoir recours à des estimations à partir de valeurs obtenues en insectarium.

D'après LAUNOIS-LUONG (1975) la durée de la période post-reproductive serait comprise entre 1 et 1,5 interponte. Dans le cas présent, et selon la saison, elle serait donc comprise entre 4,5/6,8 jours et 15,5/23,3 jours.

8. Durée de la vie imaginale dans la nature

La durée de la vie imaginale peut être calculée à partir des estimations précédentes selon la formule :

$$I = Dp + n.r + pr$$

où I est la durée de la vie imaginale, n le nombre de pontes par femelle féconde, r le rythme de ponte, Dp le délai de ponte et pr la durée de la période post-reproductive. La durée moyenne de vie des adultes varie entre 21,4 / 23,7 jours en saison chaude, en janvier et février 1972, et 59,5 / 67,3 jours en saison fraîche au mois d'août 1972 (tableau 29).

Si l'on compare les valeurs obtenues de cette manière avec les valeurs de la durée moyenne de vie obtenue par marquage-recapture, $\bar{X}$ (cf. chapitre 2), on constate une bonne concordance entre les deux séries d'estimations (figure 73 et tableau 30) à condition de ne prendre que les valeurs maximales de $\bar{X}$ au début de chaque reproduction lorsque la population autochtone est suffisamment bien représentée et en considérant :

1 — que les valeurs de $\bar{X}$ sont légèrement sous-estimées puisque les individus ne sont pas capturés et marqués dès leur émergence et qu'ils survivent un certain temps après leur dernière capture ($\bar{X}$ représente en fait plus exactement l'âge moyen des recaptures).

2 — que les imagos de la R2 sont allochtone en presque totalité et arrivent prêts à pondre (soit avec 12 jours d'âge moyen).

Les valeurs maximales de $\bar{X}$ déterminées pour la R3 et la R4 en 1972 (respectivement 22 et 32 jours) doivent approcher d'assez près la durée de vie moyenne réelle des adultes. Par contre au cours de la saison 1972/73 les apports d'adultes allochtones sont prédominants par rapport aux populations autochtones et les valeurs de $\bar{X}$ sont naturellement plus faibles (comprises entre 10 et 20 jours).

La durée moyenne de vie sur le terrain est donc assez brève : de 4 à 9 semaines environ pour le stade imaginal, en fonction de la saison, alors que des valeurs plus importantes sont fréquemment notées en élevage. Plusieurs auteurs signalent d'ailleurs à propos de divers acridiens des durées de vie plus brèves dans la nature par rapport au laboratoire. Ainsi RICHARDS et WALOFF (1954) notent 36,5 jours contre 73 chez *Chorthippus brunneus* ; WATERSTON (1951), 63 contre 114 chez *Dociostaurus*

Figure 73. Variation de la durée moyenne de vie ($\bar{X}$) calculée par marquage-recapture.

Triangle : date d'arrivée des imagos R2 (principaux apports)

Lignes horizontales : principales périodes d'émergences.

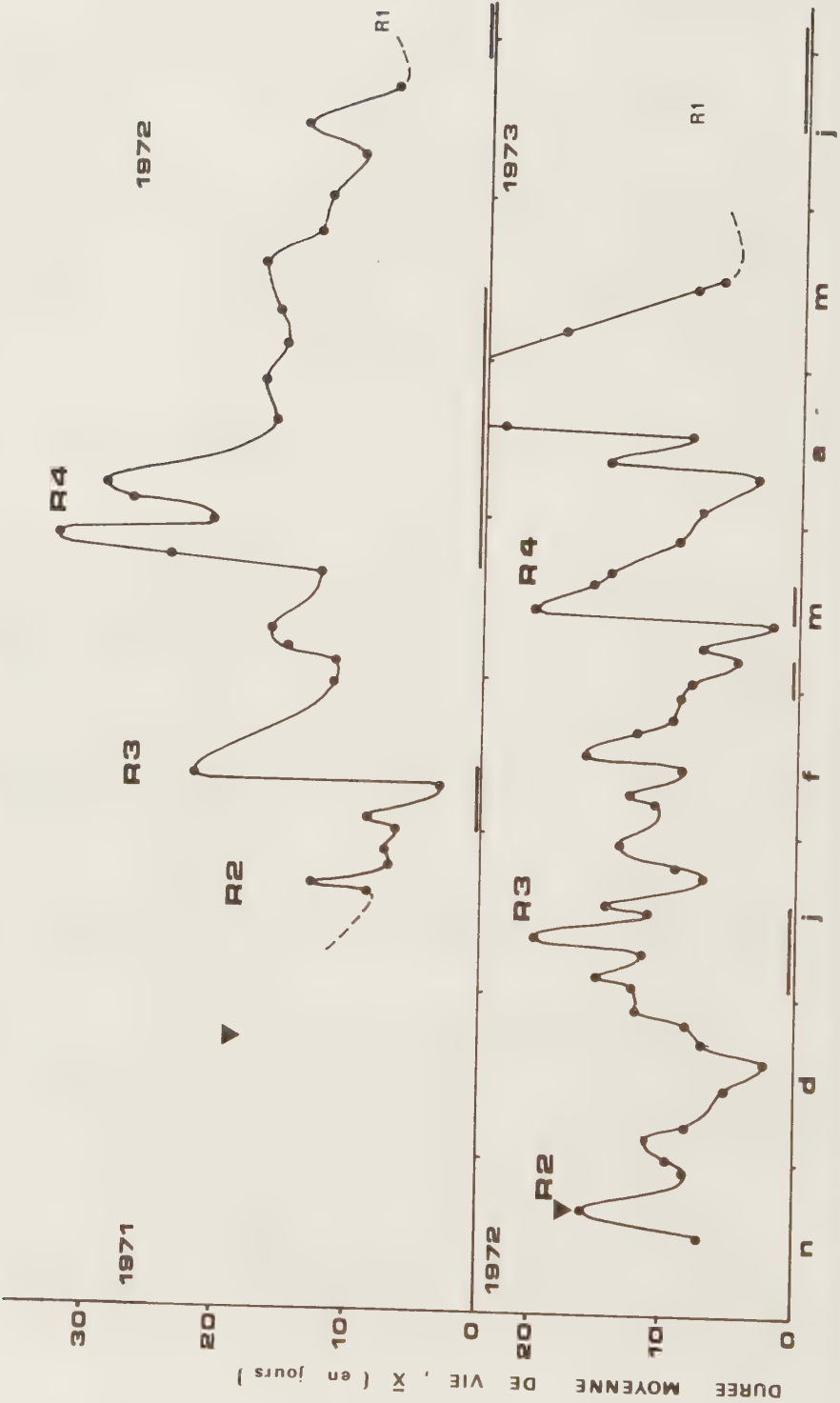


Tableau 29 — Durée moyenne de la vie imaginale
(calculée selon la formule : $l = Dp + n.r. + pr$, avec :

- l durée de la vie imaginale
- Dp délai de ponte
- n nombre de pontes par femelle féconde (1,35)
- r rythme de ponte
- pr période post-reproductive).

1971	O	41.6/46.7	1972	S	49.7/55.9
	N	42.0/47.1		O	42.7/47.9
	D	33.9/37.9		N	45.2/50.8
1972	J	25.1/27.8	1973	D	32.5/36.3
	F	25.1/27.8		J	25.1/27.8
	M	33.5/37.4		F	28.3/31.5
	A	32.5/36.3		M	26.8/29.8
	M	45.5/51.1		A	38.4/43.0
	J	55.8/62.9		M	48.1/54.1
	J	54.4/61.3		J	51.6/58.1
	A	58.6/66.1			

Les deux valeurs résultent de l’incertitude sur la détermination de la durée de la période post-reproductive.

Tableau 30 — Relation entre l et $\bar{X}$.

Reproductions	$\bar{X}$	l	$l - \bar{X}$
R2 1972	15	25.1/27.8	11.7
R3 1972	22	25.1/27.8	4.7
R4 1972	32	32.5/36.3	2.4

marocanus. Il est à remarquer que la qualité de la nourriture invoquée pour expliquer cette différence (in UVAROV, 1966) n'intervient probablement pas dans le cas présent. En effet les durées de vie les plus brèves sont observées en saison chaude (février 1972 par exemple) alors que la végétation turgescente atteint sa valeur nutritive maximale pour *Locusta*.

Dans des cas extrêmes la longévité du criquet migrateur malgache peut cependant largement dépasser plusieurs mois. Ainsi TETEFORT (1966) recapture un mâle 10 mois après sa date de marquage. Personnellement en saison chaude nous avons noté sur l'ensemble des individus marqués, 4 recaptures après 3 mois. LAUNOIS (c.p.) signale la recapture d'une femelle plus de 5 mois après sa première capture.

On doit cependant reconnaître que, jusqu'à présent, la durée de vie du *Locusta* sur le terrain était très mal connue. La possibilité d'une longévité importante des adultes évoquée par WINTREBERT (1969) ne reposait en fait que sur quelques cas extrêmes. Le chevauchement des générations n'est pas dû, tant à la faculté de survie des adultes qu'aux phénomènes de déplacements provoquant des superpositions de populations d'âges et d'origines diverses. En l'absence d'apports extérieurs, les populations s'épuisent très vite. Un exemple type est fourni par le cas de la R3 en 1972 sur Betindria (figure 22, chapitre 2). Alors que les émergences se situent vers le 3 février, une vingtaine de jours plus tard la population femelle a déjà pondu deux fois et la densité imaginaire a chuté environ de moitié par rapport à la densité maximale observée lors des émergences au début du mois. Cette baisse se produit alors même que deux petites populations allochtones (n° 6 et 7) sont venues renforcer entre temps les populations locales. Le milieu est à l'époque favorable, les populations se sédentarisent et pondent sur place, l'émigration est à exclure. On assiste là à la disparition rapide de la population R3 essentiellement sous l'effet de la mortalité naturelle. La densité chute régulièrement et n'est plus que de 127 adultes par hectare le 24 février contre 377 le 8 au plus fort des émergences. Seul un important apport (n° 8) viendra renouveler la population vers la fin du mois de février.

Les valeurs de la longévité fournies jusqu'à présent ne constituent que des moyennes. Le tableau 24, où se trouve mentionnée la probabilité de ponte, peut donner une idée de la répartition de la mortalité au cours de la vie imaginaire chez les populations femelles. On voit que 69 % environ de la population survit suffisamment longtemps pour déposer une ponte, 23 % pour en déposer deux et 0,8 % seulement pour en déposer trois ou plus.

La durée de vie des mâles semble peu différente de celle des femelles. Si l'on calcule globalement une valeur moyenne de $\bar{X}$ pour les mâles et pour les femelles on observe une différence minime, de l'ordre de 12 %, en faveur des premiers (tableau 31).

Tableau 31 — Valeurs moyennes de $\bar{X}$ en fonction du sexe.

	Mâles	Femelles
BETINDRIA 1971	6.5	6.6
ANANADEMBY 1972	14.9	13.0
ANANADEMBY 1972/73	11.6	10.6
Total	13.2	11.6

Il est cependant possible que la différence s'accroisse avec le vieillissement. C'est ce que laissent supposer les expériences de marquages où l'on constate que les plus vieux individus recapturés sont en général des mâles. Par ailleurs une augmentation de la sex-ratio se produit toujours avec le vieillissement des populations. Dès 1954 POPOV remarquait, chez *Schistocerca gregaria*, que la mortalité différentielle entre mâles et femelles peut avoir une incidence sur la sex-ratio des populations de terrain. Il semble cependant que ce phénomène puisse également être dû à des départs plus importants de la fraction femelle de la population.

III — DISCUSSION

Ainsi que le remarque ALBRECHT (1967) la fécondité est un phénomène à déterminisme polyfactoriel. Interviennent tant la durée de la vie imaginale, la densité parentale, les effets immédiats du groupement que les différents facteurs climatiques (thermique, hydrique, photopériodique) et alimentaire. Les données à ce sujet sont nombreuses au laboratoire mais demeurent fragmentaires en ce qui concerne les populations naturelles.

Au sein des populations solitaires étudiées la fécondité varie essentiellement en fonction de la succession des épisodes pluvieux que ce soit en saison chaude ou en saison fraîche. Les pluies déclenchent et entretiennent un fonctionnement ovarien de haut rendement. Les épisodes secs se marquent au contraire par un rendement ovarien faible et l'apparition de nombreuses régression ovocytaires. On peut voir là un phénomène d'adaptation aux situations défavorables (LUSIS, 1963) mais il atteint une telle ampleur en pleine saison chaude et sèche que même si les potentialités des femelles ne sont pas affectées, le nombre d'œufs déposés sur les stations peut être considérablement réduit.

La température, dans les limites observées (correspondant aux variations moyennes saisonnières), influe essentiellement sur l'allongement de la durée de la vie imaginale et la vitesse de maturation des ovocytes. Les basses températures de saison fraîche (19 à 20°C. en moyenne) ralentissent considérablement la vitesse de développement mais n'affectent pas le rendement ovarien qui peut acquérir des valeurs élevées si les conditions pluviométriques sont propices.

La fécondité totale d'une population varie principalement, en fonction du facteur pluviométrique et par ordre d'importance décroissante, par :

- . le nombre de femelles arrivant à pondre : de 1 à 5 en fonction de l'existence de cycles complets de régressions ;
- . le nombre d'œufs par ponte, dépendant avant tout du rendement ovarien ;
- . le nombre de pontes par femelle féconde et le nombre d'ovarioles ont une variabilité faible affectant peu la fécondité des populations naturelles solitaires en regard des facteurs précédents.

Il nous faut enfin signaler l'influence de l'alimentation. LAUNOIS-LUONG (1972, 1973, 1975) a en effet montré qu'elle devait être considérée comme un important facteur écologique de la dynamique des populations. L'alimentation intervient en particulier au niveau de la production des œufs, de leur viabilité et au niveau de la mortalité. Elle agit en général dans le même sens que les facteurs hydriques et thermiques à cause de la très forte dépendance des graminées vis à vis de ces éléments, tout particulièrement sur la plaine côtière de Lavanono où les différentes espèces graminéennes ont un déterminisme climatique et où les cycles végétatifs se succèdent en fonction des épisodes pluvieux, indépendamment des saisons (DURANTON, c.p.). Le rendement ovarien est en conséquence plus ou moins élevé selon l'abondance des précipitations et la turgescence de la végétation. L'influence du facteur alimentaire apparaît plus nettement à l'échelle du sud-ouest de l'île. Il provoque, selon les régions naturelles, des variations des caractéristiques du fonctionnement ovarien et de la physiologie générale des femelles. Signalons à titre d'exemple le rythme de ponte plus lent sur nos stations de la plaine côtière de Lavanono en saison fraîche, par rapport à celui

observé à la même époque sur les stations du plateau de Betioky (fig. 71). Il faut vraisemblablement voir là l'influence de la différence de végétation entre les deux régions. Par ailleurs dans la région de Betioky, contrairement à ce que nous observons sur Betindria et Ananademby, le nombre d'œufs par ponte subit une baisse notable au cœur de la saison fraîche (LAUNOIS, 1974a). Cette baisse est certainement due à l'évolution phénologique de la végétation. La saison fraîche correspond en effet dans cette région à une végétation sèche (de faible valeur nutritive) ce qui n'est nullement une obligation sur la plaine côtière.

B — DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

I — DURÉES DE DÉVELOPPEMENT

La durée du développement embryonnaire peut être déterminée selon deux procédés :

— graphiquement : l'analyse du tracé des courbes de structure d'âge, obtenues directement sur l'ensemble de la population à partir des résultats des échantillonnages, permet une détermination approximative des durées moyennes de développement. La mesure de l'intervalle de temps entre la date des premières pontes d'une cohorte et celle des premières éclosions permet une estimation de la durée du développement embryonnaire.

— par application de la règle des degrés jours : pour pallier à l'insuffisance de la méthode précédente lorsque les densités sont trop faibles ou lorsque les cohortes se suivent sans discontinuité, il est possible d'utiliser la règle des degrés-jours. L'œuf du criquet migrateur malgache présente, sous réserve d'une humidité suffisante, un développement continu. La vitesse de développement E est une fonction linéaire de la température du sol à une profondeur de 3 à 8 cm lorsque celle-ci n'est pas trop éloignée de l'optimum vital. On a :

$$E (T - c) = C.$$

Le zéro de développement (c) est de l'ordre de $14,4^{\circ}\text{C}$ et la constante thermique (C) de 240 degrés-jours. Ces valeurs sont tirées de la bibliographie (LE BERRE, 1953b, sur *Locusta migratoria gallica* ; LOUVEAUX, 1972, sur *L.m. capito*) mais nous avons pu vérifier leur validité en faisant incuber des œufs à diverses époques de l'année dans l'insectarium de Lavanono.

La concordance entre les deux méthodes est bonne (tableau 32). La durée du développement embryonnaire varie de 11 jours en saison chaude et humide à 41 jours en saison fraîche.

II — POTENTIALITÉS DE DÉVELOPPEMENT DES OEUFS

1. Généralités

Pour se développer, l'œuf de *Locusta* doit trouver dans le sol une humidité suffisante. Il absorbe de l'eau au cours de toute la durée de son développement mais plus particulièrement au cours des deux premiers cinquièmes. Par ailleurs, après la blastocinèse l'œuf peut continuer à se développer sans subir une hydratation supplémentaire. Une certaine humidité semble cependant nécessaire lors de l'éclosion.

En climat semi-aride la saison des pluies se marque par une succession de périodes pluvieuses séparées par des périodes sèches plus ou moins longues. La réserve en eau du sol s'épuise très rapidement. A l'échelle du mois le déficit en eau est permanent. Le maintien d'une humidité édaphique suffisante pour permettre le développement des œufs nécessite alors une fréquence élevée des pluies. Nous rappelons ici que nous avons défini au chapitre 1 comme épisode pluvieux une succession de pluies rapprochées en-

Tableau 32 – Durée du développement embryonnaire.

Mois	Température sol – 10 cm	Durée du développement embryonnaire en jours		Reproductions
		a	b	
octobre 1971	29.4	16.0		
novembre	30.9	14.5		R2
décembre	32.1	13.6	12/15	R3
janvier 1972	36.8	10.7		
février	33.4	12.6	9/16	R4
mars	31.1	14.4		
avril	31.0	14.5		
mai	25.1	22.4		
juin	20.3	40.7		R1
juillet	21.4	34.3		
août	23.5	26.4		
septembre	26.0	20.7		R1 bis
octobre	29.3	16.1		R2
novembre	29.1	16.3	12/14	R3
décembre	34.3	12.1		
janvier 1973	35.2	11.5	14	R4
février	32.9	13.0		
mars	33.6	12.5		
avril	27.9	17.8	18/25	R1
mai	23.5	26.4		

Durée de développement :

- a = par application de la règle des degrés-jours
- b = estimations graphiques (les deux valeurs expriment l'incertitude sur la détermination)

La température du sol à – 10 cm est considérée comme représentative de la température moyenne à la profondeur des œufs.

tretenant une certaine humidité édaphique permettant un développement en continu des œufs déposés dans le sol. A l'intérieur de chaque épisode pluvieux les premières pluies sont désignées sous le terme de pluies primaires. Celles-ci ont un rôle important en permettant le développement embryonnaire des œufs et le déclenchement des éclosions des pontes prêtes à éclore. Elles contribueraient à la « simultanéité » des éclosions et constitueraient par la même un important facteur de grégarisation. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser.

Ces pluies contribuent à la naissance des cohortes et à l'individualisation des séries d'éclosions. Elles maintiennent leur effet plus ou moins longtemps selon la demande climatique, la nature du sol, son pouvoir de rétention et sa réserve en eau. Devant l'importance de la nature du sol, des échantillons ont été prélevés en divers points de la plaine (cf. fig. 3) et analysés. Le tableau 33 résume les principales caractéristiques de ces sols. Disons schématiquement qu'il s'agit de sols jaunes sableux à faible capacité de rétention en eau.

Avant et après les périodes d'influence des pluies, les œufs ne peuvent assurer leur ravitaillement en eau ; le développement est ralenti et la mortalité quasi complète si la sécheresse dure trop longtemps. Une possibilité de quiescence au stade fin anatrepsis semble cependant exister (REMAUDIERE, 1948 ; DESCAMPS, 1961) et immédiatement avant l'éclosion (TETEFORT et WINTREBERT, 1963).

La connaissance de la durée d'efficacité des pluies doit alors permettre de déterminer la répartition idéale des précipitations pouvant assurer un développement embryonnaire continu et une faible mortalité des œufs.

2. Méthode

Pour chaque cohorte larvaire les périodes d'éclosions ont été mises en relation avec les pluies en tenant compte plus particulièrement de leur répartition. La connaissance de la durée du développement embryonnaire permet de déterminer le laps de temps pendant lequel, à la suite d'une pluie isolée ou de la dernière pluie d'un épisode pluvieux, l'humidité édaphique est suffisante pour que les œufs puissent terminer leur développement et éclore.

3. Résultats

Chacune des reproductions observées de 1971 à 1973 a été étudiée selon la méthode précédente. Nous étudierons successivement des épisodes pluvieux de plus en plus longs.

a. Période pluvieuse isolée

Le cas du développement de la R3 sur Betindria à la fin de l'année 1972 constitue un exemple extrême où une période de sécheresse très longue, de 47 jours, succède à quelques brèves pluies dépressionnaires (figure 74). Ces dernières ont une action efficace sur le développement embryonnaire pendant une période estimée à 21/25 jours. Au delà aucune éclosion n'est observée, pas plus d'ailleurs qu'avant le 5/7 décembre pour les raisons suivantes :

- avant le 5/7 décembre : le développement embryonnaire des œufs déposés par les femelles allochtones R2 arrivées avec les pluies n'est pas encore achevé ; par ailleurs les pontes déposées par les dernières femelles de la reproduction précédente sont trop peu nombreuses pour que des éclosions soient éventuellement repérées.

- après le 14/19 décembre : des pontes sont déposées régulièrement par les femelles R2 (quoique avec un rendement ovarien plus faible). Il doit donc y avoir une forte mortalité embryonnaire au cours de la période sèche de décembre.

Tableau 33 — Analyse de quelques échantillons de sols de la plaine côtière de Lavanono.

N°	pH	PF				Granulométrie						C	N	C/N	KI	K2	CaCO3
		2.2	3.0	4.2		SG	SF	STF	L	A							
1	7.9	14.20	9.02	5.75		67.73	20.82	0.97	1.50	7.50		1.22	1.24	9.84	8.75	7.86	29.52
2	8.2	7.88	5.35	2.87		74.51	22.73	1.96	0.00	0.50		0.78	0.74	10.54	10.18	8.77	7.20
3	7.9	21.89	14.07	7.92		46.39	38.95	2.82	4.50	5.00		1.40	1.66	8.43	4.47	3.64	54.00
4	8.0	13.78	8.35	5.59		50.75	34.79	2.57	5.00	6.50		1.08	1.04	10.38	5.40	4.65	12.96
5	7.8	11.23	7.22	5.18		52.11	28.13	1.87	1.50	17.00		1.17	0.96	12.18	4.52	3.80	8.64
6	8.0	21.77	10.20	6.09		36.07	25.02	2.06	6.00	30.00		0.84	0.86	9.76	4.59	3.39	19.08
7	8.1	32.72	16.80	10.95		36.81	20.60	1.49	9.00	28.00		0.73	0.82	8.90	3.24	2.43	9.36
8	7.8	4.98	3.18	2.17		87.89	8.72	0.27	0.00	4.00		0.39	0.46	8.47	3.94	3.05	51.84
9	8.1	8.11	5.74	3.58		64.42	27.81	1.03	0.50	5.50		0.40	0.48	8.33	2.81	2.12	2.52

N° numéros des échantillons (voir localisation figure 3)

PF humidité à PF 2.2, 3.0 et 4.2

SG sables grossiers

SF sables fins

STF sables très fin

L limons

A argiles

C carbone en %

N azote en %

K1) perméabilité Hénin

K2)

CaCO3 carbonate de calcium en %

Compte tenu de la durée du développement embryonnaire, on peut déduire des observations précédentes que les œufs déposés au delà de 8 à 13 jours après la dernière pluie ne réussissent pas à achever leur développement. Le cas n°2 représentant l'évolution de la R3 sur Ananademby à la même époque (figure 74) est tout à fait similaire et conduit à un délai d'efficacité des pluies de 7/9 jours.

Des valeurs sensiblement identiques sont observées dans tous les autres cas qui vont par ailleurs nous permettre de constater l'effet de précipitations de hauteurs croissantes venant couper les périodes de sécheresse.

b. Période pluvieuse suivie d'une période sèche entrecoupée de pluies de hauteurs croissantes

La figure 75 (cas n°3) représente le développement de la R3 sur Ananademby en décembre 1971 et janvier 1972. Les œufs de cette reproduction commencent à se développer à la suite de pontes massives d'individus allochtones arrivés avec les pluies cycloniques du 20 au 25 décembre. Ces pluies sont suivies d'une période sèche, en janvier, interrompue par deux petites pluies de 1 mm survenant 16 et 31 jours après elles. La majorité des éclosions R3 se situe entre le 5/12 janvier et le 14/18 du même mois.

Aucune éclosion n'est observée :

- avant le 5 janvier : alors que la densité imaginaire en décembre est d'une cinquantaine d'adultes à l'hectare et que les femelles pondent, bien qu'avec un rendement ovarien faible.

- après le 14/18 janvier : les éclosions sont rares ou nulles alors que des pontes sont déposées régulièrement et massivement par les femelles R2 (P1 dès le 28 décembre, P2 à partir du début janvier et P3 vers la mi-janvier).

Ainsi entre 19/23 jours après les pluies les éclosions cessent. Aucune des pontes déposées 8/12 jours après les pluies n'achève son développement. Les deux petites pluies de 1 mm sont insuffisantes pour assurer le ravitaillement en eau des œufs, tout au moins pour la majorité d'entre eux ; une larve de stade 1 découverte le 28 janvier indique la présence de très rares éclosions correspondant sans doute à des oothèques ayant bénéficié de micro-milieus favorables.

Au cours de la même période la situation est très différente sur Betindria. En effet sur cette station à la suite des pluies cycloniques et des arrivées de la fin de l'année 1971, la période sèche s'étendant du 26 décembre au 7 février est entrecoupée par plusieurs petites pluies dont une dépasse 10 mm :

1.0 mm le 11 janvier

12.3 mm le 12

2.2 mm le 25

2.6 mm le 1er février.

La pluie de 12,3 mm constitue la différence essentielle avec la station d'Ananademby et permet à la période d'éclosions de s'étendre jusqu'à 45 jours après les pluies (cas n°4, figure 75). Les éclosions sont notées du 11 janvier au 1er février. Elles cessent à partir du 1/8 février ce qui correspond à un temps d'efficacité de 8/15 jours pour la pluie de 12,3 mm. Les pluies ultérieures de 2 mm sont insuffisantes et ne sont pas suivies d'éclosions.

Ainsi en période sèche les œufs déposés 8/12 jours après une pluie n'éclosent plus (cas n°3). L'humidité édaphique est peut être encore suffisante pendant un certain temps pour leur permettre de commencer leur développement mais ils ne peuvent l'achever. Une pluie de 12,3 mm située 18 jours après le début de la période sèche permet des éclosions sans interruption. Ce qui signifie que les œufs déposés entre le 12ème et le 18ème jour peuvent commencer leur développement. L'apport d'eau

Légendes des figures 74, 75 et 76 :

Cadre supérieur : évolution larvaire (1mm² représente un individu capturé)

m : individus à téguments mous

1 à 5 : stades larvaires

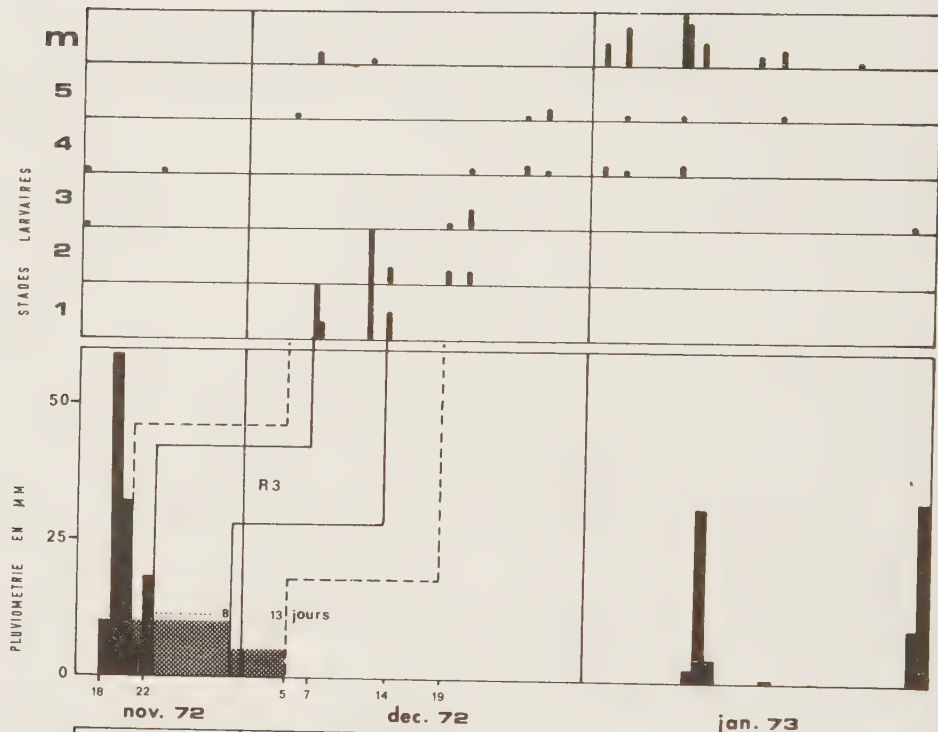
L'évolution larvaire est donnée ici à titre indicatif ; les périodes d'éclosions ont été déterminées plus précisément par utilisation des diagrammes de Lexis (cf. paragraphe IV de ce chapitre).

Cadre inférieur : interprétation du développement embryonnaire.

RR : pluviométrie en mm

Zone grise : délai pendant lequel, à la suite d'une pluie, l'humidité édaphique reste suffisante pour assurer le développement complet des œufs ; les deux valeurs indiquent l'incertitude sur la mesure due à l'emplacement des prospections.

**Cas
n° 1**



**Cas
n° 2**

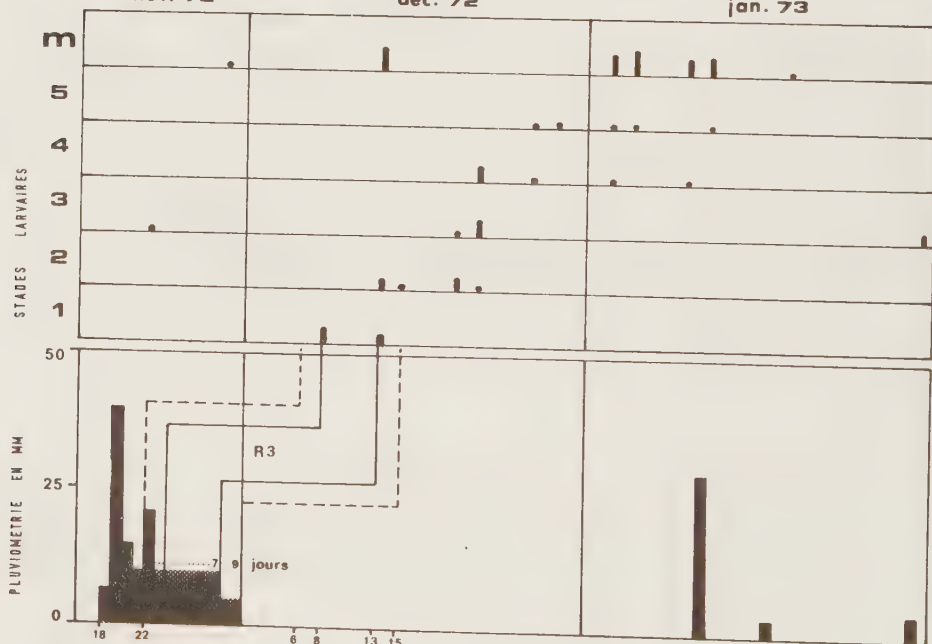
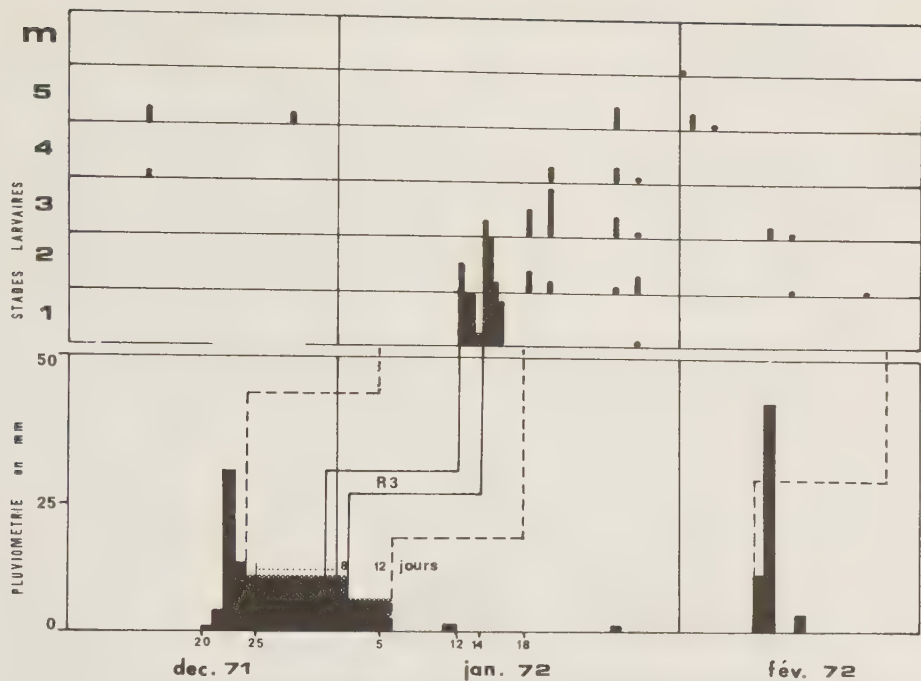


Figure 74. Possibilités de développement embryonnaire en fonction de la répartition des pluies (cas n° 1 et 2).

Cas
n° 3



Cas
n° 4

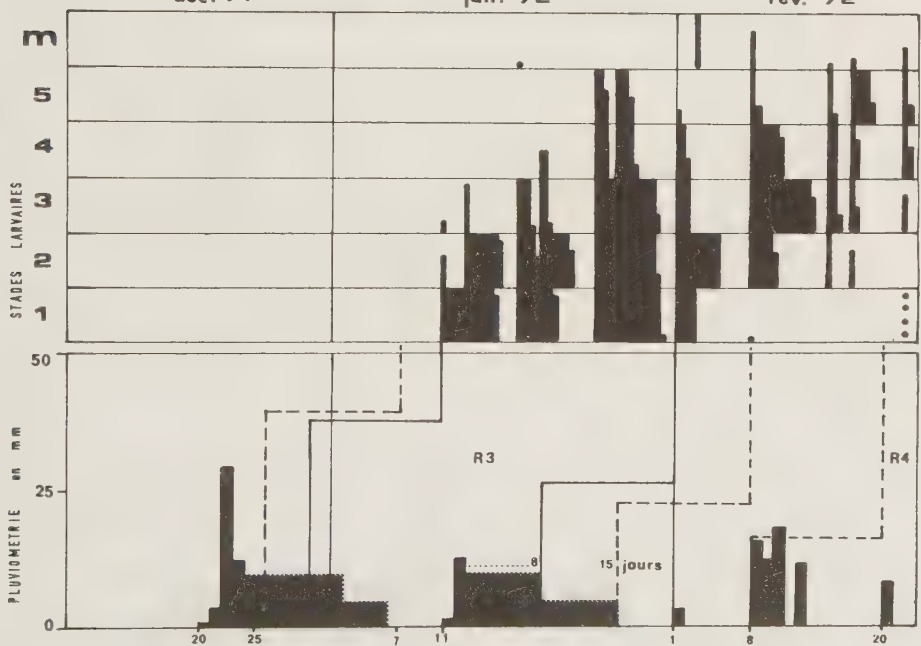


Figure 75. Possibilités de développement embryonnaire en fonction de la répartition des pluies (cas n° 3 et 4).

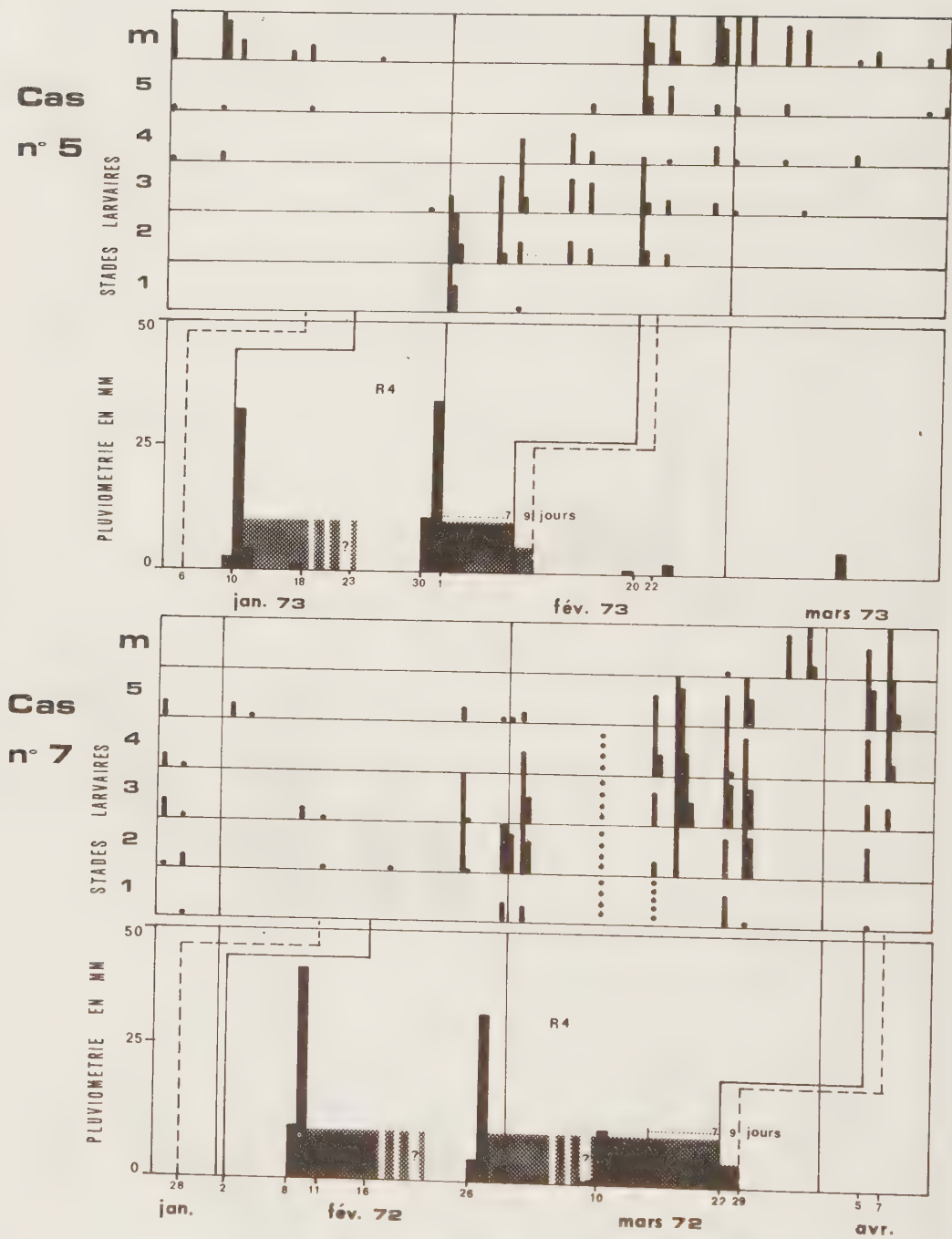


Figure 76. Possibilités de développement embryonnaire en fonction de la répartition des pluies (cas n° 5 et 7).

au 18ème jour se situe avant le stade du retournement embryonnaire et leur permet d'achever leur développement.

c. Succession de deux périodes pluvieuses

Le développement de la R4 sur Betindria en 1973 peut servir d'exemple (cas n°5, figure 76). La sécheresse règne du 23 novembre au 10 janvier 1973. Aucune éclosion n'est notée entre le 14 décembre (dernières éclosions R3) et le 1er février. Sous l'influence de la sécheresse la majorité de la population R2 quitte la station ; seule persiste une population résiduelle en densité inférieure à 10 adultes à l'hectare. La densité n'augmente de nouveau qu'avec les émergences R3 début janvier suivies d'apports allochtones R3.

Les jeunes femelles R3 pondent à partir du 16/18 janvier. Les éclosions sont observées principalement du 30 janvier/1er février au 15/20 février ; cependant certaines éclosions ont dû échapper aux prospecteurs comme le laisse supposer l'aspect de l'évolution larvaire. On peut alors donner des événements l'interprétation suivante :

a — Aucune éclosion ne suit immédiatement les pluies.

b — Quelques éclosions se produisent entre le 18 et le 23 janvier, soit 7/12 jours après les pluies du 11. Il doit s'agir d'œufs pondus avant les pluies par les dernières femelles de la R2 résiduelle, peut-être bloqués pour certains d'entre eux au stade du retournement embryonnaire.

c — Les éclosions massives se produisent à partir du 30 janvier/1er février et font suite à la première ponte des femelles R3 vers le 16/18 janvier.

d — Les pluies du 30 janvier au 2 février permettent le développement des œufs de la R4 jusqu'au 15/20 février.

e — Après le 20 février aucune éclosion n'est observée malgré 4 petites pluies : 1.2 et 2.2 mm les 19 et 23 février, 5.0 et 3.5 mm les 12 et 31 mars.

Ainsi deux périodes pluvieuses, chacune de plus de 40 mm, se succèdent à une quinzaine de jours d'intervalle. Elles sont suffisamment rapprochées pour permettre des éclosions en continu. Celles-ci se poursuivent jusqu'à 19/21 jours après les dernières pluies du début février qui permettent donc le développement des œufs pendant un délai de 7/9 jours (compte tenu des 12 jours de développement embryonnaire).

Le cas n°6, correspondant au développement de la R4 sur Ananademby à la même époque, est sensiblement identique si ce n'est que le même effet sur le développement embryonnaire est obtenu avec des pluies de 11.6 mm seulement fin janvier au lieu de 53.2 mm sur Betindria.

d. Succession de trois périodes pluvieuses

Le développement embryonnaire de la R4 sur Ananademby en 1972 (cas n°7, figure 76) permet d'observer l'effet d'une bonne répartition des pluies. Trois périodes pluvieuses se succèdent ici à moins de quinze jours d'intervalle. On note :

52.5 mm les 8 et 9 février

37.7 mm les 26 et 27 février

17.0 mm du 8 au 15 mars.

Deux longues périodes sèches (du 26/12/71 au 7/2/72 et du 16 mars au 30 avril 1972) encadrent cet épisode pluvieux et permettent de bien individualiser le développement de la R4. Aucune éclosion n'est notée immédiatement après les pluies de 8 et 9 février. Les premières éclosions R4 se produisent vers le 11/16 février, soit entre 2 et 7 jours après les pluies. Il doit s'agir d'œufs ayant commencé leur développement en période sèche et pour lesquels un apport d'eau au moment du retournement embryonnaire permet la poursuite du développement. Les éclosions continuent jusqu'au 5/7 avril, soit pendant plus d'un mois et demi. Aucune éclosion n'est ensuite observée ce qui correspond à des pontes déçues au delà de 7/9 jours après la fin de la dernière période pluvieuse du 8 au 15 mars.

A la même époque la situation est certainement identique sur Betindria mais la pluviométrie demeure incertaine du fait d'une détérioration du pluviomètre de la station.

Le développement de la R1 sur Ananademby en 1973 (cas n°8) fournit également l'exemple de l'effet d'une bonne répartition des pluies. Un épisode pluvieux succède le 9 avril à plus de deux mois de sécheresse et se poursuit jusqu'au 20 mai soit pendant 41 jours. Les éclosions ne durent cependant que du 20/26 avril au 25/30 mai. Elles sont limitées dans le temps non pas par l'insuffisance des pluies mais par la rareté des pontes. En mai les densités de femelles avoisinent une par hectare, les pontes sont donc très rares. Les éclosions éventuelles ne peuvent être détectées compte tenu de la sensibilité des méthodes de prospection (100 à 200 larves par hectare au minimum).

Le tableau 34 résume les analyses précédentes. Chaque épisode pluvieux correspond à une période d'éclosions de durée légèrement supérieure à partir du moment où des pontes sont déposées dans le sol en quantité suffisante. Toutes les pluies inférieures ou égales à 5 mm ne sont pas suivies d'éclosions et ne suffisent donc pas à assurer le développement des œufs, tout au moins de la majorité d'entre eux ; quelques uns pouvant toujours bénéficier de conditions localement favorables. Toutes les pluies supérieures à 12 mm environ permettent le développement des œufs déposés dans un délai moyen de 9 ± 2 jours.

4. Discussion

a. Durée d'efficacité des pluies et optimum pluviométrique pour le développement embryonnaire

Pour l'ensemble des cas étudiés il apparaît que l'humidité édaphique se maintient à un niveau suffisant pour permettre le développement embryonnaire et des éclosions pendant un délai de 9 ± 2 jours après la date des dernières pluies. Cet effet est indépendant de la hauteur des précipitations au dessus d'un seuil minimum compris entre 5 et 12 mm.

Cette action des pluies dépend évidemment de la nature du sol. Les valeurs numériques données ici ne peuvent être considérées comme valables que pour les sols sableux de la plaine côtière de Lavanono. Il serait évidemment utile d'avoir de telles valeurs pour toute l'aire de densation.

Il est à remarquer qu'ici, comme dans le cas de l'effet des pluies sur le comportement des adultes, c'est essentiellement l'assèchement du sol qui intervient. Seule la couche superficielle est concernée et l'humidité n'est suffisante que pendant environ 4 jours pour permettre la sédentarisation des adultes. Pour le développement embryonnaire, c'est la couche comprise entre 3 et 8 cm qui intervient et l'humidité s'y maintient à un niveau suffisant pendant quelques jours supplémentaires, soit environ 9 jours. L'utilisation de thermocouples eut évidemment permis de préciser cette vitesse d'assèchement et de relier les possibilités de développement des œufs à une teneur en eau. D'un point de vue pratique les valeurs trouvées ici constituent une approximation suffisante.

La méthode d'approche utilisée pour l'étude du développement embryonnaire des populations naturelles montre donc l'importance capitale de la répartition des pluies et permet de discuter de ce critère en relation avec la notion d'optimum pluviométrique définie par LAUNOIS (1974a). Selon cet auteur le maintien pendant deux mois consécutifs, sur une aire d'accumulation d'insectes, de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur (soit 50 à 100 mm d'eau mensuels) est accompagné d'une forte probabilité d'apparition de pullulations larvaires. Un calcul théorique approximatif du bilan hydrique montre que la fréquence idéale des précipitations

Tableau 34 — Durée d’efficacité des pluies sur le développement embryonnaire.

N°	D _{RR}	D _E	RR	n	Max/j	D _{HR}
1	5	7/14	124.2	5	58.8	8/13
2	5	5/9	92.8	5	40.0	7/9
3	6	2/13	55.0	6	28.9	8/12
4	23	21/32	13.3	2	12.3	8/15
5	26	28/35	53.2	4	33.6	7/9
6	26	28/35	11.6	2	8.2	7/9
7	37	49/56	12.0	3	10.6	7/9
8	42	29/40	20.3	2	16.4	?

- D_{RR}

Durée de l’épisode pluvieux
- D_E

Durée de la période d’éclosions
- RR

Quantité d’eau (en mm) tombée au cours de la dernière période pluvieuse de l’épisode
- n

Nombre de jours de pluies successifs correspondants à RR
- Max/j

Quantité maximale de pluies en une journée au cours de n
- D_{HR}

Délai en jours, pendant lequel les dernières pluies de l’épisode (RR) maintiennent une humidité édaphique suffisante pour permettre le développement des œufs.

$\overline{D}_{HR} = 9 \pm 2 \text{ jours}$

serait d'une pluie de 10 mm tous les 3 à 4 jours. Dans le détail et pour une station donnée, la répartition des précipitations a une importance primordiale.

Ainsi en novembre 1972 la plaine de Lavanono reçoit 152,6 mm, quantité énorme pour un climat semi-aride où la moyenne annuelle est de l'ordre de 400 mm. Cependant ces pluies tombent en l'espace de 5 jours au cours de la dernière semaine et sont suivies par une longue période sèche. Finalement elles n'ont qu'un effet favorable très bref sur le développement embryonnaire (cas n° 1 et 2). Seule une cohorte larvaire peu abondante éclôt et se développe.

En définitive la réussite du développement embryonnaire et des pullulations sur la bordure côtière dépend plus de la régularité de l'approvisionnement en eau du sol et donc d'une bonne répartition des pluies (seule source d'apport en eau pour la région) que de la quantité des précipitations reçues.

La notion de répartition idéale des précipitations entrevue par LAUNOIS est ici précisée. Ce facteur est particulièrement important sur l'aire de densation, située en climat semi-aride à aride, où l'irrégularité des précipitations est très forte. Or c'est précisément, du fait de ses potentialités grégaires, cette zone qui doit faire l'objet de la surveillance la plus attentive. Dans une optique de prévention il semble alors utile de tenir compte du facteur répartition des précipitations au niveau de l'aire de densation au cours des deux ou trois mois suivant les apports massifs d'adultes R2, c'est-à-dire généralement en décembre, janvier et février. A partir des résultats obtenus ici il est possible de définir une répartition optimale des précipitations plus précisément que ne le fait LAUNOIS (1974a). La quantité minimale de pluies permettant d'assurer le développement embryonnaire de la majorité des oeufs est comprise entre 5 et 12 mm. La quantité maximale au-dessus de laquelle les oeufs risquent de pourrir semble ne jamais devoir être atteinte compte tenu des caractéristiques climatiques et pédologiques de la région. La durée d'efficacité des pluies est de 9 ± 2 jours. La répartition optimale des précipitations serait alors d'une pluie de 9 mm environ tous les 9 jours soit sensiblement 30 mm d'eau par mois. Chaque pluie supérieure à 9 mm n'étant pas séparée de la précédente par plus de 9 jours.

Il est possible de calculer un pourcentage mensuel de journées pluviométriquement favorables défini par le rapport du nombre de journées séparées de moins de 9 jours de la date d'une pluie de plus de 9 mm, sur le nombre total de jours du mois. On obtient ainsi un indice de la répartition des pluies tenant compte de leur valeur biologique pour le criquet migrateur et fonction des sols particuliers de la plaine côtière. Signalons à titre d'exemple que les mois de février et mars 1973 ont respectivement un indice de répartition de 45 et 48 % alors que la pluviométrie moyenne mensuelle est de 96.6 mm pour le mois de février et de 17.4 seulement en mars. La valeur de l'indice de répartition correspond mieux à la réalité biologique et exprime bien la réussite du développement en février et mars ayant conduit aux importantes densités observées en avril (environ 1500 adultes à l'hectare). Les valeurs nulles de l'indice indiquent les périodes sans possibilités de développement embryonnaire pour le criquet. Un tel indice est évidemment d'un maniement moins pratique que les pluviométries moyennes mensuelles. Il pourrait cependant utilement les compléter, tout au moins pour l'aire de densation, en vue d'une prognose à court terme dans le cadre d'un service de prévention acridienne tel qu'il est actuellement en cours de réalisation à Madagascar.

b. Possibilité de quiescence embryonnaire

On admet plus ou moins implicitement jusqu'à présent qu'en période sèche il y a possibilité d'accumulation d'oeufs bloqués en pré-blastocinèse, avant le retournement embryonnaire. Les éclosions ayant lieu simultanément peu après les pluies primaires provoquent l'apparition de densités massives de larves de premier stade

qui se groupe en bandes primitives (TETEFORT, 1953 ; TETEFORT et WINTREBERT, 1963 ; WINTREBERT, 1969). Le phénomène de quiescence embryonnaire constituerait en ce sens un important facteur de grégarisation. En fait aucune preuve n'a jamais été apportée de l'importance de ces phénomènes de quiescence sur le terrain.

L'existence de stades de repos au niveau embryonnaire est un fait indubitable chez *Locusta* ; cependant les auteurs précédents rapportent essentiellement quelques cas isolés et extrapolent cette possibilité à l'ensemble de la population.

Nos études montrent que sur la plaine côtière de Lavanono aucune éclosion n'est notée immédiatement après les pluies malgré la diversité des situations rencontrées. Ce fait tend à supprimer la possibilité de quiescence au stade 7 de POPOV (1954) c'est à dire peu avant l'éclosion. Cette éventualité est vérifiée par LAUNOIS (1974a) pour les stations du plateau Mahafaly ; elle ne reçoit pas ici de confirmation et n'a pu jouer qu'un rôle négligeable au cours des saisons 1971/72 et 1972/73 sur la plaine côtière.

En ce qui concerne la possibilité de quiescence au stade pré-blastocinèse (stade 2 de POPOV, 1954) il faut remarquer que dans les cas n° 1 à 4 aucune éclosion ne correspond à des œufs déposés avant les pluies ; en conséquence la possibilité de quiescence est ici à éliminer. Dans les cas n° 5 à 8 la presque totalité des éclosions correspond à des œufs déposés pendant ou après les pluies. Cependant l'allure générale du développement larvaire indique la présence de quelques larves issues d'éclosions peu après les pluies, dans un délai inférieur au temps normal de développement embryonnaire et pouvant par conséquent correspondre à des œufs précédemment en quiescence. Rien ne le prouve en fait. Tant que l'on croyait que la ponte était impossible en sol sec, on pouvait penser que les éclosions précoces provenaient d'oothèques déposées lors de pluies précédentes. On sait maintenant depuis les travaux de JAILLET (1975) que la ponte en sol sec est possible si celui-ci reste assez meuble. Cette dernière condition est parfaitement réalisée sur les sols de la bordure côtière. Il est tout à fait possible, dans le cas présent, d'envisager un développement ininterrompu d'œufs pondus et commençant à se développer en période sèche et bénéficiant d'un apport hydrique venant en temps normal, peu avant le retournement de l'embryon.

Dans l'ensemble la totalité des cohortes larvaires prend naissance exclusivement à la suite des pluies dans un délai correspondant au temps normal de développement embryonnaire ce qui retire en conséquence au phénomène de quiescence toute possibilité d'exercer une importance quelconque sur la « simultanisation » des éclosions et la formation de bandes larvaires grégaires. Son rôle apparaît d'autant plus réduit qu'en règle générale les adultes délaissent les stations en période sèche. La population résiduelle n'a qu'une fécondité très faible, quand elle arrive à pondre. La population d'œufs concernés par le phénomène de quiescence reste donc réduite en comparaison de la majorité des pontes déposées pendant ou après les pluies, fréquemment à la faveur d'un apport massif d'imagos allochtones.

La grégarisation par accumulation d'œufs en quiescence paraît, au regard de nos résultats, un phénomène très hypothétique alors que d'autres facteurs, combien plus importants, sont susceptibles d'intervenir. Les déplacements de solitaires constituent en particulier un facteur potentiel de densation indubitablement plus dangereux au point de vue de la grégarisation.

C — DEVELOPPEMENT LARVAIRE ET EMERGENCE

I — DURÉE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

Comme pour le développement embryonnaire les déterminations ont été faites graphiquement et par application de la règle des degrés-jours. Le zéro de développement est ici de 13°C et la constante thermique de 390 degrés-jours (LOUVEAUX, 1972) :

$$L = 390 / (T - 13) *$$

La concordance entre les deux méthodes est bonne. On observe une durée de développement variant entre 27 jours en saison chaude et 66 jours en saison fraîche (tableau 35).

Les valeurs trouvées sont sensiblement plus courtes que celles notées par WINTREBERT (1969) à partir d'élevages en cage sur le terrain, de quelques jours en saison chaude à 15 jours en saison fraîche. Cet auteur (qui notait que ses estimations lui semblaient surestimées par rapport aux valeurs réelles) a oublié qu'en cage l'insolation directe est réduite. Ainsi au laboratoire le zéro de développement est de 18°C. (LE BERRE, 1953b, sur *Locusta migratoria gallica*). Par contre il est abaissé aux environs de 12°C. si l'on place une source d'énergie radiante à proximité de l'élevage (HAMILTON, 1950). Nos mesures fournissent donc une confirmation du zéro de développement naturel des larves du criquet migrateur et montrent clairement l'importance capitale de l'insolation directe. UVAROV (1966) considère d'ailleurs que le rayonnement solaire direct et sa réflexion sur la végétation et le sol constituent le plus important apport de chaleur pour l'insecte.

La durée de chaque stade larvaire a été déterminée graphiquement chaque fois que cela a été possible, pour les premières larves de chaque reproduction. Il est dans ce cas relativement facile de suivre la succession des stades larvaires (tableau 36). Les durées relatives de chaque stade restent sensiblement identiques quelle que soit la durée totale du développement larvaire.

La végétation est susceptible d'influer largement sur la vitesse de développement (LAUNOIS-LUONG, 1975). Selon les espèces la variabilité est de l'ordre de 1 à 5 et en fonction du stade phénologique de 1 à 10. Cependant dans le cas des valeurs les plus élevées il y a une forte mortalité ; seuls quelques individus parviennent à terminer leur développement et ils ont toutes chances de passer inaperçu dans la nature. Par ailleurs ces données sont valables pour des élevages en insectarium en alimentation mono-spécifique. Sur le terrain, grâce aux préférences alimentaires que peut exprimer le criquet migrateur, à la diversité botanique et phénologique des plantes consommables, les effets de l'alimentation sont susceptibles d'être largement tamponnés. Ils demeurent cependant perceptibles.

Nous avons vu que la végétation de la plaine côtière présente un déterminisme climatique (DURANTON, 1975). Chaque épisode pluvieux correspond ainsi à la fois :

- à un cycle végétatif complet,
- à l'apparition d'une cohorte larvaire dont le développement se déroule alors

à chaque fois dans des conditions sinon identiques, tout au moins similaires au point de vue de leur évolution. La végétation présente un degré de turgescence généralement moindre pour les derniers individus qui se développent alors plus lentement.

Ce phénomène est particulièrement net pour la deuxième reproduction des pluies (R3) sur Betindria en décembre 1972. Cette reproduction est bien individualisée et elle se développe dans un milieu en évolution rapide : la végétation repousse après les fortes pluies de la fin novembre puis se dessèche très vite à partir de la mi-décembre. On observe corrélativement, du stade 1 au stade 5, un allongement de la période de mue (tableau 37). Ce phénomène se révèle surtout à partir du stade 4, c'est-à-dire pour les larves apparaissant à partir de la mi-décembre dans une végétation desséchée.

* L, durée du développement larvaire

T, température moyenne mensuelle de l'air sous abri à 180 cm.

Tableau 35 — Durée du développement larvaire

Mois	T 180	L		Reproductions
		a	b	
octobre 1971	23.4	37.5		
novembre	23.3	37.9		
décembre	25.4	32.0	24/32	R2
janvier 1972	27.6	26.7		
février	27.6	26.7	22/26	R3
mars	25.5	31.2		
avril	25.7	30.7	26/32	R4
mai	22.4	41.5	41/55	R1
juin	19.7	58.2		
juillet	20.1	54.9		
août	19.0	65.5		
septembre	21.3	47.0	45/55	R1bis
octobre	23.1	38.6		
novembre	22.5	41.1	34/42	R2
décembre	25.7	30.7	26/33	R3
janvier 1973	27.6	26.7		
février	26.8	28.2	21/28	R4
mars	27.2	27.5		
avril	24.2	34.8		
mai	21.7	44.8	35/40	R1

T 180 température moyenne mensuelle de l'air sous abri à 180 cm

L durée du développement larvaire :

a par application de la règle des degrés-jours

b déterminations graphiques pour les débuts de reproduction
(les deux valeurs expriment l'incertitude sur la détermination).

Tableau 36 — Durée de vie des différents stades larvaires.

Reproduction	1	2	3	4	5	L _b	L _a
R3 B 72	2.5	3.5	4.0	6.5	7.5	24	27
R4 B 72	3.0	5.0	6.0	7.0	8.0	29	29
R3 B 73	3.0	4.5	6.0	8.5	11.0	33	29
R4 B 73	3.0	3.5	5.5	7.0	9.0	28	28
R1 B 73	4.5	6.0	8.0	11.0	15.5	45	45
R3 A 72	2.5	4.0	5.0	6.5	7.0	25	27
R3 A 73	3.0	4.5	6.0	8.5	11.0	33	29
R1 A 73	3.5	5.5	7.5	12.0	18.0	46.5	45
Total (%)	9.5	13.9	18.2	25.4	33.0		

1 à 5 durée en jours des stades larvaires (déterminations graphiques)

L_b durée totale du développement larvaire (graphiquement)

L_a durée totale du développement larvaire (règle des degrés-jours)

Total durée moyenne de chaque stade larvaire en pourcentage de la durée totale.

Tableau 37 — Durées des périodes de mues pour les différents stades larvaires de la R3 sur *Betindria*, en décembre 1972 et janvier 1973.

Stades larvaires	Période de présence	Période de mue
L1	10,5 jours	7,5 jours
L2	14,0	9,5
L3	(7,0)	(1,0)
L4	21,0	12,5
L5	28,0	17,0
Imagos mous	27,5	22,5

La différence, de 15 jours environ, entre la durée de la période de mue des premiers stades larvaires et celle des jeunes adultes traduit un allongement de la durée du développement larvaire. Celui-ci passe de 31 jours pour les premiers individus de la reproduction à 46 pour les derniers ; soit un facteur de multiplication égal à 1,5. On voit que malgré le contraste entre la situation de la première quinzaine de décembre et celle de fin de mois, la différence entre les durées de développement n'atteint pas les valeurs extrêmes observées en insectarium. La diversité du milieu crée vraisemblablement un effet modérateur. Cet allongement de la durée du développement larvaire est généralement observé pour toutes les reproductions dont les derniers individus ont une forte probabilité de se développer en milieu sec. Un tel phénomène est signalé par LAUNOIS (c.p.) sur les stations du plateau de Betioky et dans les clairières du plateau Mahafaly.

L'existence d'un stade 3 surnuméraire pourrait également allonger la durée du développement. Ce phénomène n'a pas été pris en considération pour deux raisons essentielles :

1 — La reconnaissance des stades surnuméraires reste délicate et le plus souvent sujette à caution ainsi que s'accordent à le reconnaître de nombreux auteurs (c.p.). Des travaux complémentaires sont nécessaires afin de compléter les études de WINTREBERT (1969) sur ce sujet.

2 — Leur influence reste minime sur la durée moyenne de développement de la population. Un rapide calcul montre que l'erreur réalisée est de l'ordre de 5 % au maximum ; elle reste donc largement dans le domaine de l'incertitude de la méthode de détermination graphique.

Les stades larvaires surnuméraires ne peuvent donc nullement expliquer l'allongement de la durée de développement en fin de reproduction.

Signalons enfin l'influence de l'humidité relative de l'air qui pourrait également jouer sur la vitesse de développement larvaire (HAMILTON, 1936, 1950). Cependant les résultats obtenus en ce domaine, au laboratoire, sont très controversés (HUSAIN, AHMAD et MATHUR, 1940 ; DUDLEY, 1961 ; CHAUVIN, 1941) ; de plus il est à remarquer que tous ces auteurs ont travaillé uniquement sur *Schistocerca gregaria*. Sur les stations de la plaine de Lavanono l'humidité relative de l'air varie peu ; sa moyenne mensuelle reste comprise entre 67 et 80 %. Il ne semble pas que ce paramètre puisse rendre compte des variations de la vitesse du développement larvaire qui dépend beaucoup plus étroitement de la température et de la qualité de la nourriture. Encore convient-il de souligner que l'humidité relative mesurée sous abri météorologique n'a guère de rapport avec l'humidité effectivement subie par l'insecte au niveau des touffes d'herbe.

II — TEMPS DE DURCISSEMENT DES TÉGUMENTS CHEZ LES JEUNES ADULTES

Chez le jeune adulte venant de muer les téguments ne durcissent qu'au bout de quelques jours. C'est seulement à partir de cette date que l'adulte est parfaitement capable de voler.

Le temps de durcissement des téguments a été calculé graphiquement à partir des résultats d'échantillonnages par mesure de l'intervalle de temps séparant les augmentations de densité des jeunes femelles à téguments mous et des jeunes femelles nullipares à téguments durs. Dix calculs ont été ainsi effectués. Le temps de durcissement varie de 4 à 8 jours selon la saison. La corrélation avec la température est bonne (figure 77) ; l'équation de la droite de régression est la suivante :

$$D = 16.037 - 0.407 t.$$

A noter qu'une certaine part de subjectivité existe parfois pour les catégories intermédiaires, c'est à dire les adultes ayant presque complètement durci leurs téguments. Pour limiter les erreurs les déterminations ont toujours été effectuées par la même personne.

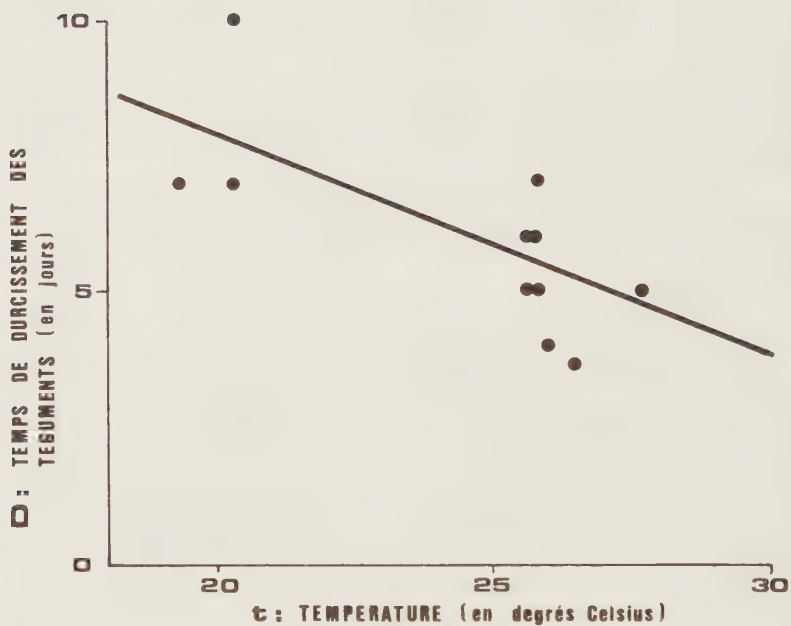


Figure 77. Variations du temps du durcissement des téguments (D) en fonction de la température moyenne mensuelle (t) mesurée sous abri à 180 cm de hauteur.

Equation de la droite de régression :

$$D = 16.037 - 0.407 t$$

Coefficient de corrélation : 0.7228

Variance de la pente : 0.0188

D — ELEMENTS D'ANALYSE DEMOGRAPHIQUE

L'étude des différents éléments de la dynamique des populations étudiées jusqu'à présent permet d'envisager une ébauche d'analyse démographique. Les difficultés sont nombreuses dans le cas d'un insecte mobile comme *Locusta*. Nous essaierons plus particulièrement de dresser des tables de mortalité incomplètes et de calculer les taux de reproduction des populations autochtones. Nous pourrions ainsi envisager les possibilités d'évolution des populations et situer comparativement l'importance des apports d'individus allochtones.

I — CONSTRUCTION D'UN BUDGET ET ETABLISSEMENT DE DIAGRAMMES DE LEXIS

Grâce aux prospections régulières sur les stations on dispose de séries de dénombrements des populations larvaires et imaginaires. On connaît donc à chaque stade la densité des différentes classes d'âges du stade 1 au stade jeune adulte mou. Les classes d'âges ultérieures peuvent encore être étudiées chez les populations femelles, cependant les individus peuvent alors être d'origine mixte, tant locale qu'allochtone.

Par ailleurs la connaissance de la fécondité des femelles permet d'envisager le calcul de la densité des œufs déposés dans le sol lorsque la sédentarisation de la population a été démontrée. Soit i une date de prospection, dP la densité de femelles paires à cette date et r le rythme de ponte. Dans l'hypothèse où toutes les femelles ont pondu sur la station (approximation sur laquelle nous reviendrons plus loin) la dernière ponte de ces femelles a obligatoirement été déposée entre i et $i - r$. dP représente alors le nombre d'oothèques déposées par hectare entre i et $i - r$. Dans le cas où la dernière ponte correspond à l'entrée de la femelle en vie post-reproductive nous avons vu que la différence entre r et pr (durée de la vie post-reproductive) est suffisamment faible pour que l'on puisse confondre les deux valeurs.

Les dissections effectuées à la date i ayant fourni une valeur du nombre d'œufs déposés par les femelles au cours de leur dernière ponte, soit ω_i , le nombre d'œufs déposés sur la station, par hectare, entre $i - r$ et i est alors :

$$d\omega_i = dP \cdot \omega_i$$

où $d\omega_i$ représente à la date i l'effectif par hectare d'une population d'œufs d'âge moyen égal à $\frac{r}{2}$. L'application de la règle des degrés-jours peut permettre de calculer approximativement leur date d'éclosion, soit $i - \frac{r}{2} + E$ (E , durée du développement embryonnaire).

Les divers éléments quantitatifs ainsi rassemblés pour les stades œufs, larves et adultes fournissent une première image quantitative, figée, de la population. Pour représenter graphiquement son évolution au cours du temps on peut avoir recours aux diagrammes de LEXIS (figure 78). Dans un tel diagramme, adapté de ceux utilisés en démographie humaine, le temps est porté en abscisse et l'âge physiologique des individus en ordonnée, proportionnellement à leur durée moyenne. Une ligne verticale représente alors la structure de la population à une date donnée et une ligne diagonale, de pente variable selon la vitesse de développement, correspond au devenir d'une cohorte. En fait les vitesses de développement variant dans le temps on ne peut avoir de droite que pendant une période relativement courte. Dans la réalité celles-ci sont incurvées en fonction de l'évolution de la vitesse du développement au cours de la vie d'une cohorte. A chaque échantillonnage l'effectif des différentes classes d'âges est noté sur les segments verticaux. L'analyse des événements survenus dans une cohorte constitue l'analyse longitudinale et celle des événements entre deux dates de prélèvements l'analyse transversale.

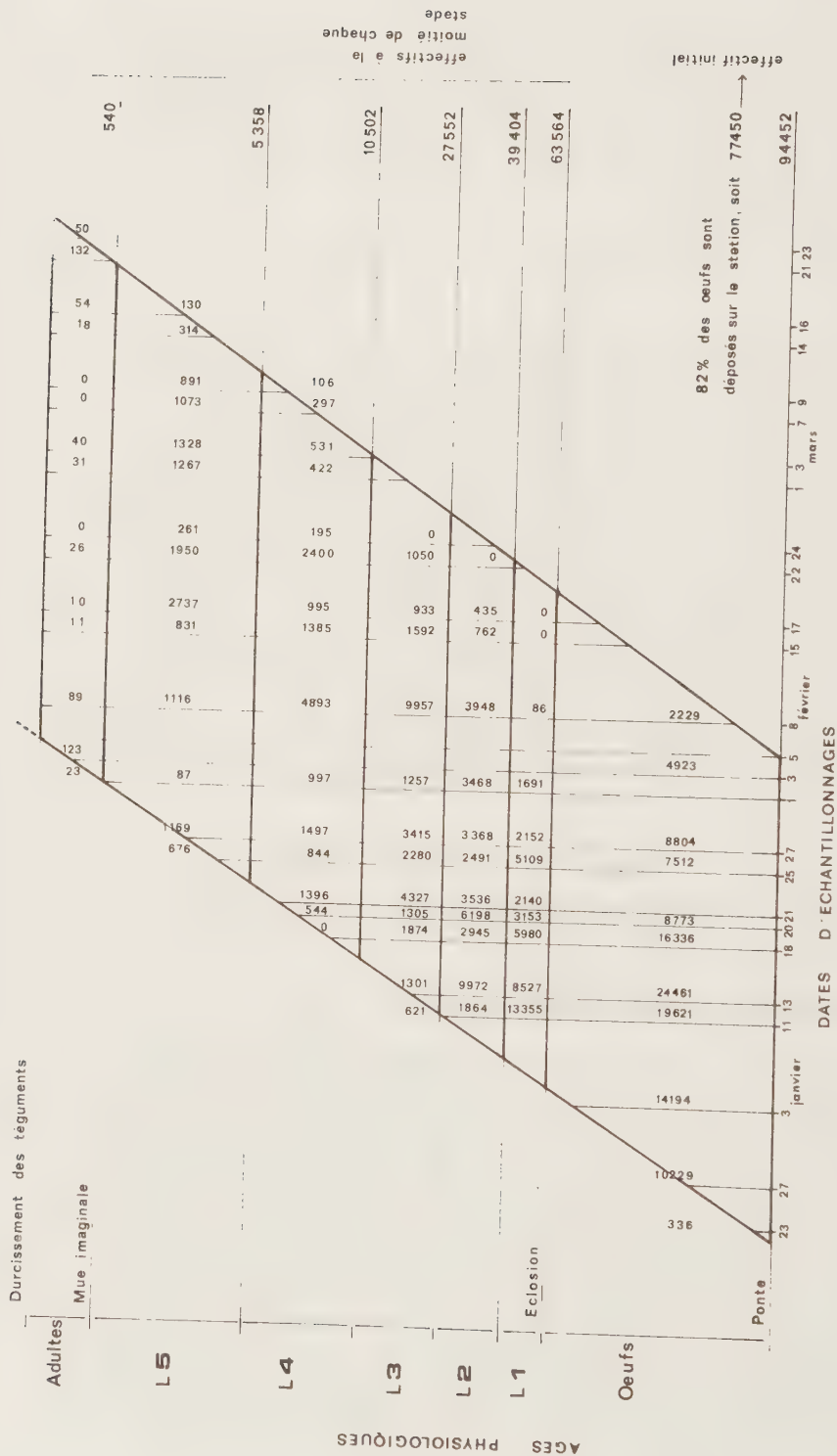


Figure 78. Diagramme de LEXIS des dénombrements — Application à une population de *Locusta migratoria capito* SAUSS. (Reproduction R3, station de Betindria — 1972).

De tels diagrammes, basés sur les observations phénologiques successives, intègrent les structures qualitatives et quantitatives de la population. Ils tiennent compte des vitesses de développement et de leur évolution dans le temps. Ils permettent de situer chaque relevé par rapport aux événements biologiques fondamentaux (pontes, éclosions, mues) et d'avoir une connaissance objective et précise de l'évolution des populations. Des pronostics à brève échéance sont possibles. L'individualisation des cohortes et des reproductions trouve ici un support méthodologique de choix.

II — CONSTRUCTION DE TABLES DE VIE INCOMPLETES

Chacune des reproductions mise en évidence de décembre à juin 1973 peut être étudiée en analyse longitudinale comme une seule et même cohorte subissant en moyenne des conditions homogènes. Les cohortes de transition, correspondant en général à une altération de la valeur écologique du biotope, peuvent être étudiées distinctement ; elles sont en fait de peu d'intérêt et aboutissent le plus fréquemment à 100 % de mortalité dès le stade embryonnaire.

Pour une même reproduction chaque classe d'âge est échantillonnée plusieurs fois (jusqu'à 12). La connaissance de la durée de vie de chaque stade permet alors de calculer le nombre d'individus d'une reproduction ayant au moins atteint la moitié de la durée de vie d'un stade donné. La méthode, dérivée de SOUTHWOOD et JEPSON (1962), a été détaillée au chapitre 2 à propos de l'étude des bilans imaginaires. On a par exemple :

$$\Omega_R = \sum_a^b (d\omega_i + d\omega_j) (i,j) / 2r$$

où Ω_R est le nombre d'œufs déposés par les individus de la reproduction R,

a, b la période de présence du stade œuf pour la reproduction R,

$d\omega_i$ la densité, à la date i, d'œufs d'âge moyen égal à $\frac{r}{2}$,

(i,j) l'intervalle en jours entre deux dates d'échantillonnage,

r le rythme de ponte.

On a de même :

$$L1_R = \sum_c^d (dL1_i + dL1_j) (i,j) / 2l_1$$

avec :

$L1_R$ le nombre de larves de la reproduction R ayant atteint la moitié de la durée du stade 1,

c,d la période de présence des stades 1,

$dL1_i$ la densité de larves de stade 1 à la date i,

l_1 la durée de vie du stade 1.

Pour les œufs le nombre Ω_R doit être pondéré en fonction de la proportion de femelles ayant effectivement déposé leurs pontes sur la station. Cette quantité, P_i , peut être connue assez précisément pour chaque date d'échantillonnage à partir des résultats de l'étude sur la sédentarisation des femelles (cf. chapitre 3).

$$\Omega'_R = \Omega_R \cdot P_i$$

Pour chaque reproduction, les effectifs sont ainsi calculés à chaque stade, des œufs aux jeunes imagos à téguments mous. L'analyse n'est pas possible au-delà, des individus

allochtones se mélangeant aux populations locales. Par ailleurs nous avons signalé lors de l'exposé des méthodes de prospection que les échantillonnages de populations larvaires sont biaisés. Cet effet est surtout ressenti lorsque la végétation atteint son développement maximum. C'est le cas en particulier pour la R4 en 1972 : les larves de stade 1 passent complètement inaperçues. L'erreur varie en fonction du couvert végétal. Si les résultats ainsi obtenus peuvent suffire pour comprendre l'évolution qualitative des populations larvaires, il est difficile de les utiliser pour l'établissement de tables de vie. Tout au plus peut-on avoir quelques indications sur l'importance générale de la mortalité larvaire, sachant que les échantillons sont toujours biaisés dans le même sens.

Comme conséquence directe de ces difficultés d'étude les tables de vie élaborées pour le criquet migrateur ne peuvent être que des tables incomplètes faisant référence essentiellement aux stades les mieux échantillonnés, c'est à dire les œufs et les jeunes adultes à téguments mous.

III – ANALYSE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Généralités

Les tableaux 38 et 39 fournissent pour les 26 cohortes étudiées leurs caractéristiques démographiques essentielles. La décroissance des effectifs a été considérée du stade œuf au stade jeune adulte mou et le taux de survie est fourni globalement sur cet intervalle. La mortalité au stade imaginal peut être appréciée chez les populations femelles d'après la probabilité de ponte (figure 70).

La connaissance de l'effectif de jeunes femelles à téguments mous et de leur fécondité permet de calculer la production d'œufs. Le rapport ω_t / ω_0 du nombre d'œufs produits au nombre d'œufs parentaux, fournit une estimation du taux net de reproduction pour chaque cohorte.

La fécondité des femelles est calculée en multipliant le nombre moyen de pontes déposées par chaque femelle (il est égal à 0.92 environ si l'on prend les femelles à téguments mous comme base de référence) par le nombre moyen d'œufs par ponte au cours de la durée de vie des femelles de chaque cohorte. Les dissections portent en fait sur un mélange d'imagos autochtones et allochtones, mais il n'y a aucune raison de considérer que les deux types de femelles, évoluant dans le même milieu, aient une fécondité différente quant on connaît la rapidité d'adaptation du *Locusta*.

La comparaison de ω_t , nombre d'œufs déposés sur la station par hectare par la population autochtone, avec le nombre d'œufs effectivement pondus par l'ensemble de la population permet de connaître la contribution de la population allochtone et de calculer un taux apparent de reproduction (R_a) regroupant à la fois les pontes des populations allochtones et celles des populations locales.

2. Taux de survie et courbes de mortalité

Si l'on considère le taux de survie ($1 - q_x$) globalement entre le stade œuf et les jeunes adultes, on constate qu'il est généralement très faible et ne dépasse guère l'unité. Compte tenu de la mortalité imaginale et de la fécondité des femelles le taux net de reproduction reste inférieur à 1 dans la plupart des cas ce qui correspond à une décroissance de la population. Ce n'est que dans le cas de la R4 en 1972 que le taux de survie atteint ou dépasse 10 %. La population est alors multipliée par un facteur 3,54 en l'espace d'une reproduction entre la R3 et la R4. Cette dernière reproduction est en fait la seule à avoir bénéficié de conditions pluviométriques adéquates avec un épisode pluvieux de 37 jours. Cette répartition correcte des pluies a favorisé le développement embryonnaire mais surtout évité des pertes par mortalité larvaire. Cette dernière est en effet assez importante et la figure 79 permet d'en juger,

Tableau 38 — Table de vie et de fécondité du criquet migrateur sur la station de Betindria (synthèse pour l'ensemble des cohortes étudiées).

R	ω_o	M 100 (1 - q_x)		FM	F	ω_t	R_o	R_a
R2 71	1.167	2	0.2	0.7	81.8	16	0.014	66.367
R3 72	77.450	540	0.7	206.0	84.6	17.428	0.225	0.490
R4 72	32.643	4.458	13.7	1.653.0	69.9	115.545	3.540	0.134
ct R4 72	5.338	79	1.5	20.0	65.3	1.306	0.245	
R1 72	5.088	54	1.1	15.0	65.3	980	0.193	0.267
R1 bis 72	1.360	7	0.5	2.5	71.8	180	0.132	0.424
R2 72	299	6.8	2.3	3.7	70.8	262	0.876	6.000
ct R2 72	277	0.0	0.0	—	—	—	—	
R3 73	3.081	29.0	0.9	15.5	72.7	1.127	0.366	2.829
ct R3 73	375	0.0	0.0	—	—	—	—	
R4 73	4.753	62.0	1.3	31.6	61.6	1.947	0.410	0.026
ct R4 73	5.024	2.5	0.1	1.9	75.4	143	0.028	
R1 73	251	3.3	1.3	1.0	50.6	51	0.203	

- R Reproductions (cohortes principales et cohortes de transition)
- ω_o Nombre d'œufs parentaux
- M Nombre d'individus à téguments mous
- 100 (1 - q_x) Pourcentage de survie
- F Fécondité des femelles (nombre d'œufs produit par chaque femelle)
- FM Nombre de femelles à téguments mous
- R_o Taux net de reproduction (contribution de la population autochtone)
- R_a Taux apparent de reproduction (contribution des populations autochtones et allochtones)
- ω_t Nombre d'œufs de la descendance
- ct Cohortes de transition

NB. Les effectifs sont donnés en densité à l'hectare.

Tableau 39 — Table de vie et de fécondité du criquet migrateur sur la station d'Ananademby
(synthèse pour l'ensemble des cohortes étudiées).

R	ω_o	M	100 (1 - q_x)	FM	F	ω_t	R_o	R_a
R2 71	525	0.0	0.0	0.0	—	0	0.000	87.543
R3 72	45.960	17.0	0.04	8.6	82.8	712	0.015	0.533
R4 72	20.016	1903.0	9.5	712.0	69.0	49128	2.454	0.217
ct R4 72	4.464	124.0	2.8	43.4	67.2	2916	0.653	
R1 72	5.323	43.0	0.8	18.7	63.5	1187	0.223	0.193
R1 bis 72	1.029	2.4	0.2	1.0	65.3	65	0.063	0.350
R2 72	280	1.2	0.4	0.4	62.6	25	0.089	4.196
ct R2 72	80	0.0	0.0	—	—	—	—	
R3 73	816	8.8	1.1	3.2	69.0	221	0.271	5.694
ct R3 73	359	0.0	0.0	—	—	—	—	
R4 73	2.408	3.5	0.2	0.9	50.6	46	0.019	0.039
ct R4 73	2.238	0.0	0.0	—	—	—	—	
R1 73	183	9.2	5.0	4.1	56.1	230	1.257	

Légendes : cf. tableau 38

en tenant compte bien sûr des restrictions apportées précédemment quant au biaisage des échantillonnages. Si les R3 paraissent bien échantillonnées (grâce à un couvert végétal faible dans les zones de cultures et de friches peu de temps après les pluies) les échantillonnages des R4 sont nettement biaisés et en particulier les effectifs de stades 1 sont sous-estimés (la végétation dans les zones de cultures atteint alors son développement maximum). L'allure générale des courbes de survie montre cependant l'importance de la mortalité larvaire. Ainsi pour la R3 sur Betindria en 1972 (reproduction qui paraît la mieux échantillonnée) la mortalité embryonnaire est de l'ordre de 18 % alors qu'elle est comprise entre 30 et 90 % selon les stades larvaires (tableau 40).

Tableau 40 — Table de mortalité de la deuxième reproduction des pluies en 1971/72 (station de Betindria).

x	l_x	q_x
Oeufs	77.450	0.179
L1	63.564	0.380
L2	39.404	0.301
L3	27.552	0.619
L4	10.502	0.490
L5	5.358	0.899
Adultes mous	540	—

- x stades
- l_x nombre de survivants à l'âge moyen de chaque stade (sauf pour le stade œuf où l_x représente l'effectif initial)
- q_x quotient de mortalité sur chaque interstade

De par la définition même des épisodes pluvieux le sol reste favorable au développement embryonnaire au cours de la période de présence des œufs de chaque cohorte principale. En conséquence la mortalité ne saurait être importante. Par contre un épisode pluvieux suffisamment long aura pour conséquence de permettre aux larves de bénéficier au cours de leur développement d'une végétation turgescence. C'est le cas pour la R4 en 1972 où l'épisode pluvieux de 37 jours, ayant permis son apparition, favorise le développement embryonnaire pendant 49 à 56 jours mais également correspond à une reprise de la végétation fournissant aux larves une nourriture de qualité et un abri contre le prédatisme. Au contraire un épisode pluvieux bref, réduit à la limite aux pluies primaires, va permettre la naissance d'une cohorte larvaire mais celle-ci sera d'une part limitée dans le temps, d'autre part obligée, faute de pluies suffisantes, de se développer dans un milieu en voie de dessèchement.

Ainsi à partir du moment où une cohorte se développe, c'est-à-dire où l'humidité du sol est momentanément suffisante pour permettre le développement embryonnaire, le maintien de la pluviométrie est capital. Non seulement parce qu'elle permet de prolonger la période pendant laquelle des œufs peuvent se développer, mais aussi et surtout parce qu'elle assure un couvert végétal favorable au développement larvaire.

On doit remarquer l'importance de la mortalité entre le stade larvaire 5 et les jeunes adultes. On peut l'expliquer par une plus grande fragilité de l'insecte au cours

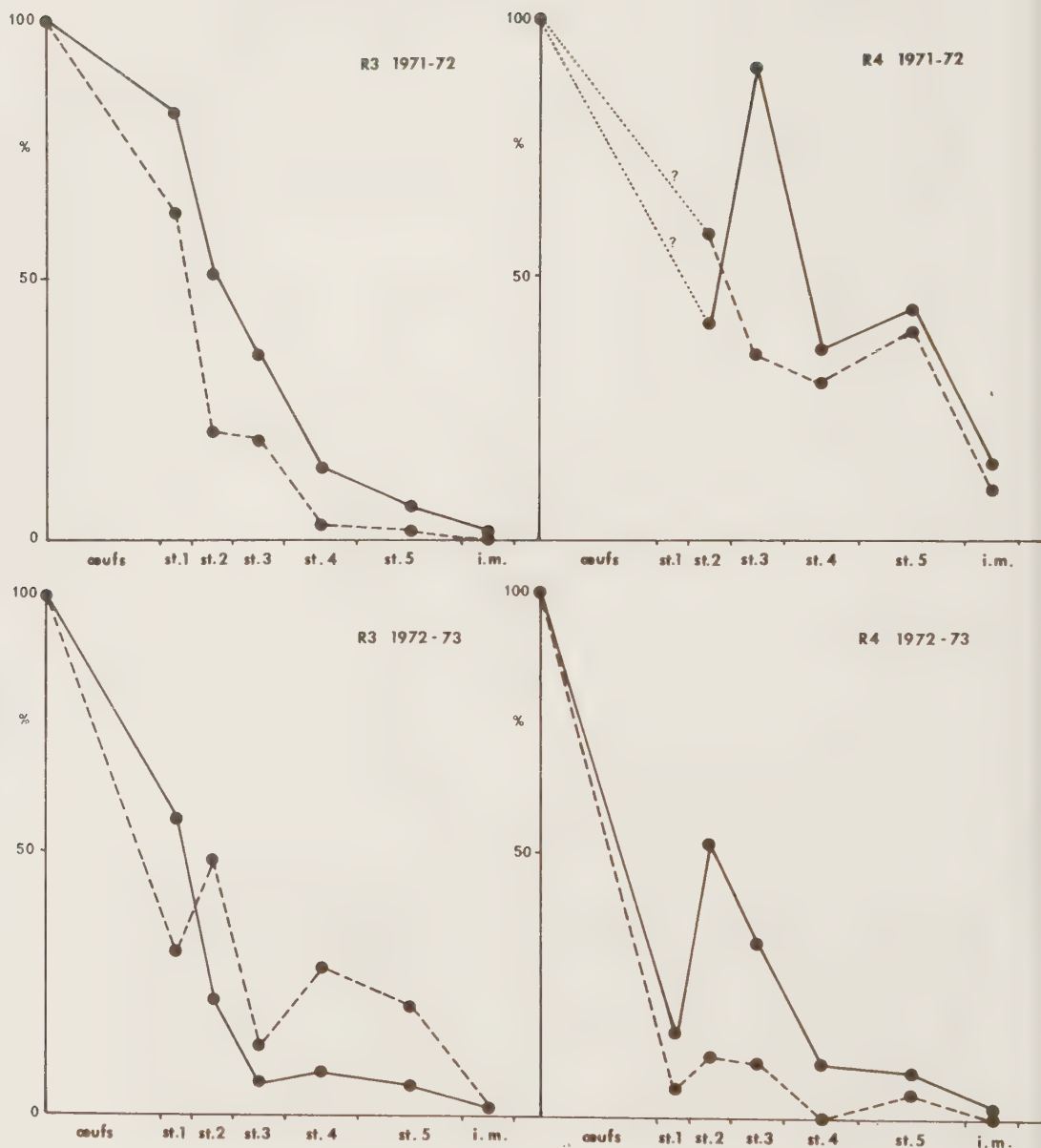


Figure 79. Courbes de survie pour les principales reproductions de saison chaude, R3 et R4, du stade œuf au stade jeune adulte mou.
 En abscisse : les âges (st.1 à st.5, stades larvaires ; i.m., jeunes imagos à téguments mous)
 En ordonnée : le pourcentage de survie (? , stade non échantillonné)
 Betindria ——— Ananademby ———

de la mue imaginale. Cependant la sur-estimation des densités de stade 5 peut largement contribuer à ce phénomène.

Dans l'ensemble l'importance de la mortalité larvaire peut faire regretter l'absence d'informations quantitatives plus précises sur ce stade biologique du développement. La mise au point d'une méthode d'échantillonnage des larves plus précise et plus juste est une étape indispensable à franchir pour l'analyse des différents facteurs de mortalité larvaire. Signalons que cette méthode devrait pouvoir être appliquée aisément et fréquemment afin de permettre de suivre le détail de l'évolution très rapide de l'insecte au cours de la saison chaude. Par ailleurs elle ne devrait pas perturber le milieu comme les techniques faisant appel aux épandages d'insecticides foudroyants ; on obtient au mieux de cette manière une image instantanée de la population sans pouvoir en suivre l'évolution. La solution est peut être dans la détermination périodique, en fonction de l'évolution du couvert végétal, d'un coefficient de correction des chiffres obtenus par captures systématiques.

3. Taux net de reproduction

Malgré la diversité des conditions rencontrées par les 26 cohortes étudiées, le taux net de reproduction (R_0) est au maximum de 3,54 dans les conditions optimales de développement que ce soit au niveau de la pluviométrie, de la végétation qu'à celui de la température, supérieure à 25°C en moyenne et par conséquent nullement limitante.

La qualité du sol, et en particulier son pouvoir de rétention en eau, peut augmenter la durée pendant laquelle la réussite du développement embryonnaire est possible. Par contre elle ne peut influer sur le pourcentage de réussite des œufs que dans un sens défavorable : les sols de la plaine de Lavanono, sableux, bien drainés, constituent un milieu d'incubation idéal à partir du moment où ils sont alimentés régulièrement en eau. Par opposition les sols des régions plus nordiques de l'aire d'habitat du *Locusta* sont fréquemment plus riches en argile ; s'ils peuvent favoriser des éclosions pendant une plus longue période, un excès d'eau est ici facilement atteint. Il peut en résulter un pourrissement des œufs ; par ailleurs le parasitisme des oothèques est alors favorisé. Le pourcentage de parasitisme semble proportionnel à l'abondance des pluies. Sur les sols de la région de Betioky, WINTREBERT (1969) note en janvier et février, au cœur de la saison chaude et pluvieuse, jusqu'à 80 % de parasitisme par les acariens au niveau des oothèques. Les hyménoptères scelionides peuvent également parasiter les œufs de *Locusta* mais essentiellement en saison fraîche ; en saison chaude, sur le plateau de Betioky, le pourcentage de parasitisme par scelionides ne dépasse pas 1 à 3 %. D'après nos quelques observations le parasitisme embryonnaire reste faible sur la bordure côtière. Il semble finalement que le pourcentage de mortalité embryonnaire observé pour la R3 en 1972 constitue une valeur minimum.

Au niveau larvaire les causes de mortalité sont multiples. Outre une mortalité endogène il faut faire intervenir le prédatisme qui semble particulièrement important. Fourmis et surtout reptiles lacertiliens, caméléons et lézards, dont on doit principalement citer pour la plaine côtière *Chalarodon madagascariensis* PET. Les oiseaux constituent également des prédateurs importants ; citons le héron garde bœuf, *Bubulcus ibis ibis* L., formant des bandes de plusieurs dizaines d'individus accompagnant les troupeaux. Pour une revue plus complète des différents prédateurs et parasites de *Locusta* on se reportera à l'ouvrage de WINTREBERT (1969). Dans l'ensemble le prédatisme reste faible et le pourcentage de mortalité larvaire observé en R4 constitue vraisemblablement une valeur proche du minimum dans un milieu adéquat au sein d'une végétation turgescence et abondante.

Le taux net de reproduction observé sur Betindria pour la R4 en 1972 semble donc constituer une valeur proche de la valeur maximale possible dans les conditions du milieu malgache. Pour cette reproduction le calcul de R_0 avec une fécondité maximale conduit à une valeur de l'ordre de 4,7. Il semble que l'on puisse prendre

Légendes de la figure 80. Evolution de la situation acridienne sur Betindria de 1964 à 1973.

Abscisse : la date

Ordonnée : le nombre maximum d'individus observés sur 100 pas.

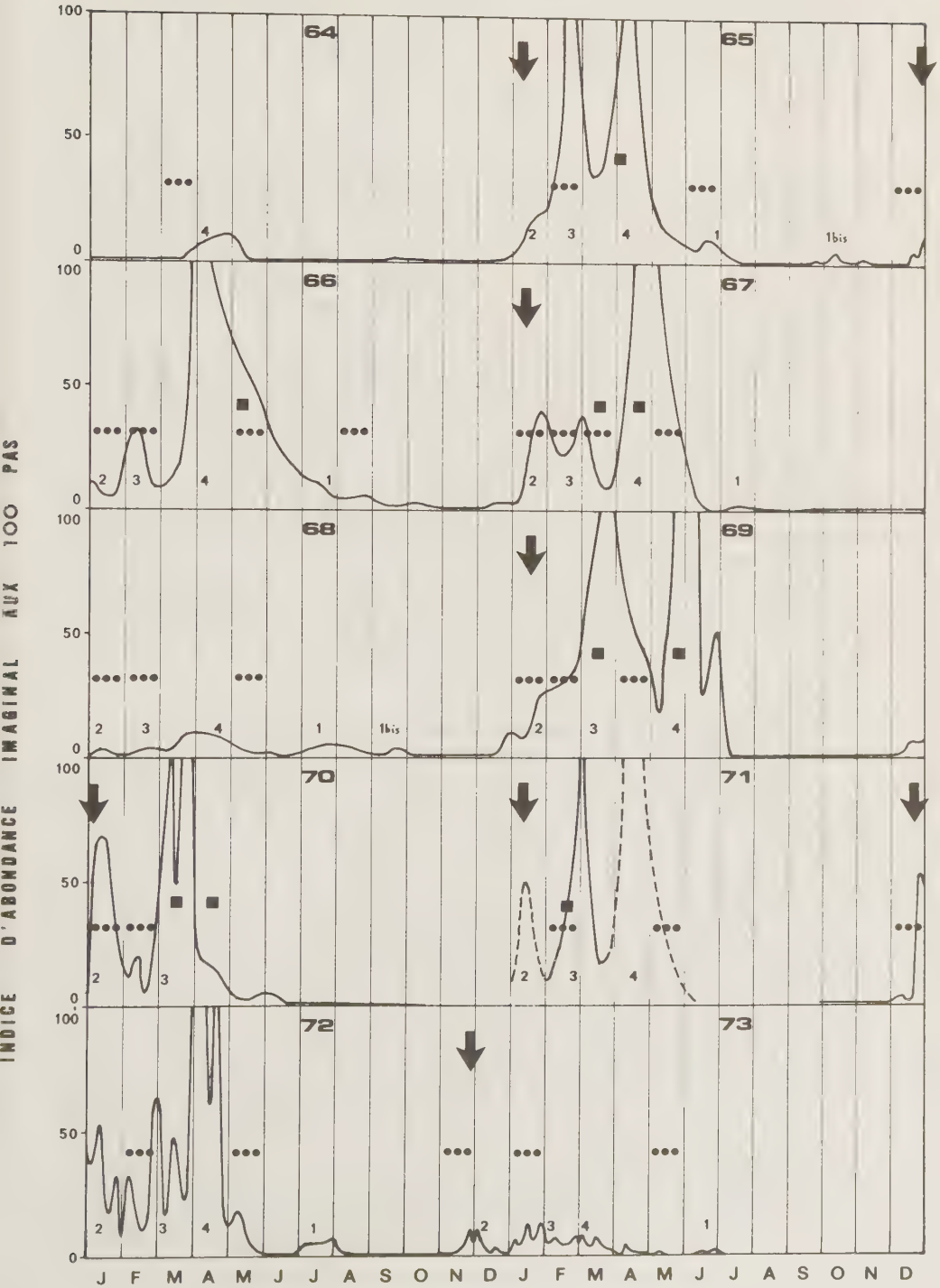
Les flèches indiquent la date des principales arrivées d'adultes R2.

Carrés noirs : mois où des grégarisations ont été signalées (larves ou adultes)

Pointillés horizontaux : mois où la pluviométrie de Lavanono a été supérieure à 50 mm. La pluviométrie est donnée ici à titre indicatif ; le pluviomètre étant situé, de 1964 à 1971, à 8 km de la station il ne peut être question de rendre parfaitement compte de l'évolution acridienne à l'aide de ces données.

1 à 4 numérotation des reproductions.

Figure 80. Evolution de la situation acridienne sur Betindria de 1964 à 1973.



5 comme valeur maximale du taux net de reproduction sur la plaine côtière Karimbola. Il est à signaler que cette valeur semble en accord avec les études de LAUNOIS (c.p.) sur le plateau de Betioky.

Si l'on observe (tableau 38 et 39) les taux apparents de reproduction on constate qu'ils sont bien supérieurs dans de nombreux cas aux taux réels calculés sur la base d'une évolution strictement locale (population fermée). Un exemple typique va nous permettre de situer l'ordre de grandeur que cette différence peut atteindre et de préciser l'importance des imagos allochtones.

4. Importance des apports de populations solitaires

Le taux net de reproduction R_0 pour la première reproduction des pluies (R2) sur Betindria en 1971/72 est de 0.014 ; c'est à dire que la population fille R3 est réduite d'un facteur 1 à 70 par rapport à la population R2. Or à la même époque le taux apparent de reproduction, calculé sur la base des œufs effectivement déposés par l'ensemble des populations autochtone et allochtone, est de 66.367, soit près de 5000 fois supérieur à celui que l'on aurait pu attendre à la suite d'une évolution strictement locale. La différence s'explique bien entendu par l'importance des apports de populations R2 au cours du mois de décembre 1971.

Le même phénomène est observé en R2, R3, R1 et R1 bis : le taux apparent de reproduction est supérieur au taux net grâce aux apports de populations solitaires. Dans le cas de la R2 1972 et des R2 et R3 1973 l'accroissement de la population dans la descendance n'a été rendu possible que grâce aux apports. Dans les autres cas les arrivées d'imagos allochtones ont contribué à limiter les pertes.

Seule la R4, tant en 1972 qu'en 1973, présente un taux apparent inférieur au taux réel. Le phénomène résulte du départ massif d'une majorité de la population imaginale sous l'influence de la sécheresse. Une grande partie des œufs de la population née sur place n'est pas déposée sur la station.

Si l'on peut dire que le taux net, R_0 , exprime le pouvoir intrinsèque de reproduction de l'espèce en fonction d'une certaine qualité du biotope, le taux apparent, R_a , valorise l'importance des déplacements de populations solitaires sur la dynamique locale. Les fortes valeurs du taux apparent de reproduction par rapport au taux net montre l'importance capitale des mouvements de populations solitaires. En effet :

- avec un taux net de reproduction égal à 5,
- en admettant des conditions pluviométriques optimales pendant toute la saison chaude (hypothèse qui n'a en fait aucune chance d'être réalisée),
- sachant que la densité résiduelle de la population R1 bis en début de saison des pluies est très généralement inférieure à 10 adultes à l'hectare, les effectifs des différentes reproductions dans le cas d'une population fermée seraient de 50 en R2, 250 en R3 et 1250 en R4. C'est à dire que le passage de la phase solitaire à la phase grégaire qui nécessite le groupement de plusieurs milliers d'adultes à l'hectare (2000 au minimum) n'a aucune chance de se réaliser.

Au contraire sous l'influence des apports le taux de reproduction peut être, ainsi que nous l'avons observé, de 66 et il est probable au vu des résultats d'archives qu'il peut parfois dépasser 100. Le seuil de grégarisation est alors facilement franchi en une seule génération. Si les apports R2 en décembre 1971 avaient bénéficié des mêmes conditions favorables que la R4 (c'est-à-dire d'un taux de survie de l'ordre de 14 %) il était possible d'obtenir des bandes larvaires de plusieurs dizaines de milliers d'individus par hectare et des effectifs d'adultes de plus de 10000. Ceci en l'espace d'environ 40 jours de la date d'arrivée des imagos allochtones R2 à la date des premières émergences R3 et alors que la population initiale autochtone peut être considérée comme négligeable.

La densité résiduelle de début de saison chaude est finalement de peu d'importance au regard des apports de populations allochtones solitaires. La densité de saison

fraîche peut être assez élevée,, de l'ordre de 50 à 100 adultes par hectare, en particulier en mai et juin. Cependant l'expansion des populations de saison fraîche est de toute manière considérablement freinée par la baisse des températures et l'absence de situations météorologiques pouvant favoriser des concentrations d'adultes. Par ailleurs, du fait de l'évolution climatique générale, cette densité n'a aucune chance de se maintenir à un niveau important jusqu'au début de la saison chaude suivante en novembre et décembre. A un moment ou à un autre une période sèche s'installe qui va vider la plaine côtière des individus R1 ou R1 bis. En particulier le début de la saison chaude est très généralement sec en septembre et octobre. Le milieu devient défavorable, éliminant le bénéfice éventuel d'un accroissement léger en cours de saison fraîche.

La figure 80 résume l'évolution acridienne sur la station de Betindria au cours des 10 dernières années. On constate que les reproductions de saison fraîche sont parfois bien marquées comme en 1965, 66, 68 et 72. Cependant l'effectif de début de saison chaude est toujours très réduit (quelques adultes à l'hectare). L'accroissement de population au début de la saison chaude s'effectue toujours à partir d'un apport d'individus allochtones solitaires R2 vers les mois de décembre ou janvier. L'importance de ces apports apparaît nettement. Toutes les pullulations acridiennes signalées (bandes ou essaims primaires) suivent de tels apports en R2 (d'éventuels apports supplémentaires en R3 sont d'ailleurs probables). Dans tous les cas où les apports en R2 n'ont pas lieu, c'est à dire lorsque la population se développe en milieu fermé, la densité demeure faible tout au long de la saison. C'est le cas en 1964 et en 1968. La densité ne dépasse pas 10 individus sur 100 pas au maximum en R4.

L'existence des apports de populations solitaires apparaît comme une condition nécessaire aux pullulations et aux grégarisations. Elle n'est certes pas suffisante puisque le succès du développement dépend également par la suite du taux de reproduction des œufs déposés par les individus allochtones, c'est à dire en définitive d'une répartition appropriée de la pluviométrie. La saison 1972/73 est exemplaire à cet égard : malgré des apports en R2 (d'importance d'ailleurs réduite) l'existence de nombreuses périodes sèches freine considérablement l'expansion de l'espèce sur la plaine côtière et la densité reste à un niveau réduit.

E — CONCLUSIONS

L'analyse des différents facteurs affectant la dynamique locale des populations solitaires du criquet migrateur malgache met en évidence le rôle fondamentale des précipitations à tous les niveaux qu'il s'agisse de la fécondité des femelles ou des possibilités de développement embryonnaire et larvaire.

La fécondité des populations solitaires naturelles est déterminée avant tout par le nombre de femelles fécondes et le rendement ovarien de ces dernières.

Le nombre de femelles fécondes varie selon la présence ou l'absence de cycles complets de régressions ovocytaires caractérisant les périodes sèches. Ce phénomène de régression n'affecte pas le potentiel reproducteur des femelles qui s'avèrent capables de récupérer un fonctionnement ovarien normal dès les premières pluies. Il diminue par contre dans des proportions parfois très importantes le nombre de femelles qui arrivent à pondre.

Le rendement ovarien moyen des populations de femelles fécondes étudiées varie de 40 à 90 % selon l'état du milieu et la fréquence des précipitations. Les femelles sont aptes à profiter des moindres pluies pour augmenter leur rendement ovarien en l'espace d'un seul interponte.

La variabilité du nombre de pontes par femelle est faible. Les femelles arrivant à maturité ne déposent en moyenne que 1.35 ponte. Le nombre d'ovarioles par femelle varie également à l'intérieur de limites assez étroites, de 107.5 à 127.0 pour des densités allant de 1500 à quelques adultes seulement par hectare et constituant les valeurs extrêmes observables pour des populations solitaires.

La durée moyenne de vie des adultes a pu être estimée selon diverses méthodes. Elle varie de 26 à 62 jours en moyenne selon les saisons.

La méthode d'approche utilisée pour l'étude du développement embryonnaire des populations naturelles a permis de mettre en évidence l'influence primordiale de la répartition des pluies et de quantifier leur effet. La mesure de la durée d'efficacité des précipitations permet de déterminer leur répartition idéale et de proposer un indice de répartition tenant compte de la valeur biologique des pluies pour le criquet migrateur.

La totalité des cohortes étudiées prend naissance à partir d'œufs déposés pendant ou après les principales périodes pluvieuses. Les phénomènes de quiescence semblent ne jouer qu'un rôle tout à fait mineur.

L'introduction d'éléments d'analyse démographique a permis de mettre en évidence chez les populations solitaires un taux net de reproduction assez faible et pour la première fois de situer de façon quantitative l'importance des déplacements d'adultes.

Il apparaît qu'en l'absence d'apports de populations allochtones solitaires, entraînant une concentration des pontes parentales, l'espèce n'a sensiblement aucune chance de se multiplier activement et de grégariser. La genèse des pullulations résulte avant tout de la faculté de déplacement par vol.

CONCLUSIONS GENERALES

La principale originalité de cette étude est d'avoir mis en évidence la grande mobilité des individus de la phase solitaire du Criquet migrateur malgache et d'avoir montré, en regard des facteurs locaux de multiplication, le rôle fondamental des déplacements dans la dynamique des populations et la génèse des invasions.

Une telle étude n'a été rendu possible que par la mise au point d'une méthodologie essentiellement basée sur les dénombrements de populations. Les techniques de marquages-recaptures sont apparues parfaitement inadaptées au cas du criquet migrateur.

Deux types fondamentaux de déplacements ont été étudiés : les déplacements intra-stationnels, exclusivement locaux, et les déplacements inter-stationnels correspondant à des vols de grande amplitude.

Dans l'ensemble, les déplacements par vol revêtent une ampleur insoupçonnée jusqu'alors. Il apparaît que les **populations solitaires du Criquet migrateur malgache sont caractérisées par une grande mobilité**. Le cycle annuel, étudié sur deux stations types de l'aire de grégarisation, comporte une succession ininterrompue d'apports et de départs d'individus solitaires. On est là en présence d'un système de déplacements permanents où, aux populations locales, viennent se superposer à toute époque de l'année des apports d'individus allochtones. Ces populations se mélangent, sur les stations de l'aire de grégarisation, aux populations autochtones et en fonction des conditions écologiques rencontrées se sédentarisent et pondent sur place ou bien reprennent leur envol à la découverte d'un milieu plus propice.

L'ampleur des déplacements et leur importance numérique est plus forte en saison chaude, reflétant en cela le niveau général plus élevé des populations et l'existence de situations météorologiques plus favorables à cette époque de l'année. Des individus d'âges très divers participent à ces déplacements et l'on rencontre aussi bien de jeunes femelles en vitellogénèse que de vieux individus bipares. Les femelles semblent posséder une aptitude au vol plus grande que les mâles.

Une étude du comportement des adultes solitaires, tant sur les stations qu'en conditions semi-naturelles, a permis de montrer que **l'envol constitue une réponse directe de l'insecte à l'adversité des conditions climatiques**. La sécheresse des graminées alimentaires est tout à fait insuffisante pour expliquer les départs.

La théorie de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur (LAUNOIS, 1974a) est vérifiée à l'échelon local et trouve sa justification dans une étude sur le terrain du comportement des adultes solitaires en fonction de la fréquence des précipitations. La mésophilie du criquet migrateur est confirmée et deux types de déplacements sont mis en évidence : les uns provoqués par l'excès de sécheresse, les autres par l'excès d'humidité. Les précipitations ont donc un rôle fondamental en modulant, directement ou indirectement, l'expression de la tendance à l'envol que possèdent de façon innée les acridiens.

Sur les stations étudiées, au niveau de la plaine de Lavanono, seul l'excès de sécheresse peut intervenir. Il est montré que les précipitations ne rendent le milieu favorable pour l'insecte que pendant un laps de temps très bref, de l'ordre de 5 jours en saison chaude. Pendant ces cinq journées le milieu demeure favorable à l'acridien ; la population reste sur la station et les femelles pondent. Au delà de ce laps de temps le milieu devient trop sec et la population émigre si une nouvelle pluie n'intervient pas.

Au cours de ces déplacements la station d'arrivée n'est pas choisie. L'insecte peut aussi bien se poser sur une station propice que sur une station défavorable. Les déplacements s'effectuent donc en partie au hasard par un système d'essais et d'erreurs. Cependant, dans chaque station d'arrivée ainsi rencontrée de façon alléatoire, la durée de séjour varie, si bien qu'à l'échelle de Madagascar, la distribution finale est biaisée. Elle n'est plus au hasard mais reflète les préférences du criquet migrateur vis-à-

vis de certaines zones particulières où les conditions écologiques correspondent aux exigences momentanées de l'insecte. LAUNOIS (1974a) a montré que ces régions sont celles où la pluviométrie mensuelle est comprise entre 50 et 100 mm d'eau (optimum pluviométrique de l'adulte).

Les départs de populations solitaires surviennent le plus fréquemment au crépuscule. Des études expérimentales en actographe en conditions semi-naturelles ont permis de préciser les rythmes d'activité du criquet migrateur solitaire. Le profil journalier de l'activité locomotrice est fondamentalement de type bimodal, constitué d'une succession de deux périodes d'activité. La première, diurne, correspond aux activités de marche, de prise de nourriture et de reproduction. La seconde, crépusculaire, représente très certainement le moment privilégié pour une éventuelle dispersion par vol sous l'action d'un milieu défavorable.

Le rythme journalier de l'activité locomotrice des individus solitaires peut être modifié sous l'influence de divers facteurs. Gravidité, jeûne, groupement transforment le profil bimodal en un profil unimodal. Il apparaît que des individus solitaires regroupés sur le terrain par l'intervention d'un facteur naturel de densation peuvent changer de comportement et voler de jour. Le problème du vol de nuit des individus de la phase solitaire est donc reposé en termes différents. Il semble bien que seul le groupement et non le caractère phasaire intervienne dans le déterminisme du rythme de l'activité de vol.

Au cours du vol, l'individu solitaire est soumis aux divers facteurs aérologiques et subit en particulier l'influence des centres d'action climatiques, les zones de hautes et de basses pressions. **Tout comme les essaims grégaires, les individus de la phase solitaire se déplacent en relation avec les zones de convergence et de divergence, se concentrant au niveau des premières.**

L'étude des types de temps sur Madagascar et des périodes d'apports de populations solitaires sur les stations de la plaine de Lavanono montre que les déplacements inter-stationnels sont liés à l'existence, sur cette région, d'une zone de convergence. Les déplacements intra-stationnels, sur de courtes distances, sont notés dans des situations avec régime d'alizé, fréquentes en saison fraîche, ou dans des situations dépressionnaires ou perturbées de saison chaude pour lesquelles la zone de convergence est située ailleurs que sur la station d'étude. Une plus grande fréquence des déplacements inter-stationnels est observée en saison chaude ; elle est la conséquence directe de la plus grande fréquence des situations météorologiques favorables.

Sur la plaine de Lavanono, et le phénomène peut être étendu à toute l'aire de grégariation au Sud-Sud-Ouest de Madagascar, les concentrations maximales d'adultes solitaires sont observées lorsque la conjonction de plusieurs facteurs est réalisée : présence d'une zone de convergence, précipitations abondantes sur toute l'aire d'habitat et effectifs d'adultes nombreux. Quand ces conditions sont remplies, les précipitations créent au nord de l'aire d'habitat un milieu trop humide. La majorité des populations de l'île est incitée à se déplacer. Les individus sont drainés vers le centre de la zone de convergence où ils se concentrent et où la densité des populations solitaires peut augmenter très rapidement de plusieurs centaines d'adultes par hectare.

Deux situations météorologiques peuvent réaliser des conditions optimales :

1. Les cyclones tropicaux (situations de type 8 selon DUVERGE). Le cyclone, venant du secteur ouest à nord, doit voir son centre passer dans la région 40-45° E / 20-25° S.

2. Les situations de type 7c correspondant à une descente de la zone de convergence inter-tropicale dans l'Extrême-Sud de l'île.

La probabilité d'avoir de telles situations est maximale en décembre et janvier.

C'est donc la première reproduction de saison chaude et pluvieuse, la R2, qui est privilégiée et qui a le plus de chance de se concentrer sur l'aire de grégariation. Cette possibilité existe encore, mais plus faiblement, en R3. Elle est nulle en R4, R1 et R1 bis. On retrouve ici les hypothèses de TETEFORT concernant les déplacements des solitaires. Elles s'intègrent parfaitement dans le cadre des déplacements perma-

nents sous l'influence du facteur pluviométrique tout en n'en constituant qu'un aspect particulier.

L'orientation moyenne des déplacements résulte de l'évolution climatique générale. Avec l'approche de la saison chaude les zones de convergence sont de plus en plus méridionales. Il en résulte deux phénomènes essentiels :

1. Les pluies (et en conséquence la zone 50-100 mm favorable au *Locusta*) se déplacent du NNE vers le SSW.

2. Les courants aériens favorisent les déplacements d'insectes vers les régions de l'Extrême-Sud de l'Ile.

Ainsi les deux phénomènes vont de pair : déplacement des zones favorables à l'insecte et création de courants aériens favorisant la colonisation de ces nouveaux milieux par les adultes. En début de saison des pluies le déplacement des insectes dans le sens NNE-SSW est donc favorisé. A la fin de la saison des pluies le retrait de la pluviométrie vers le nord et la remontée des zones de convergence favorisent un déplacement en sens inverse. Cette orientation générale NNE-SSW correspond au schéma pluviométrique moyen. Chaque année présente en réalité, en climat semi-aride, une grande originalité déterminant d'importantes variations par rapport à ce schéma de base.

Le déplacement en début de saison des pluies, dans le sens NNE-SSW présente une importance particulière puisqu'il peut entraîner d'importantes concentrations d'adultes solitaires grâce à l'intervention de plusieurs facteurs de densation. Ces derniers sont :

1. La présence d'une zone de convergence particulièrement intense (types 8 et 7c signalés plus haut).

2. Le passage de milieux ouverts à des milieux fermés (clairières) et restriction des surfaces habitables.

3. L'existence de voies privilégiées de déplacements canalisant les insectes en vol et à l'extrémité desquelles les possibilités de densation sont considérablement accrues.

Un déplacement selon une autre orientation contribue à maintenir la stabilité des densités ou entraîne une dilution (cas du déplacement SSW-NNE en fin de saison des pluies). Un déplacement dans le sens NNE-SSW est celui qui peut entraîner les concentrations maximales sur de vastes surfaces. Il s'agit donc là d'un important facteur de grégarisation.

L'étude quantitative des facteurs locaux de multiplication a permis de dégager comparativement l'importance des apports de populations solitaires. Fécondité des femelles, potentialités de développements embryonnaire et larvaire ont été étudiées quantitativement rendant possible l'utilisation des techniques démographiques classiques et l'étude des taux de reproduction.

Le pouvoir de multiplication du *Locusta* dans son milieu naturel à Madagascar apparaît relativement limité. Signalons en particulier la faible longévité des adultes (à peine un mois en saison chaude et deux mois en saison fraîche) et le nombre de pontes par femelle très réduit ne dépassant pas 1,35 en moyenne. Dans l'ensemble, le taux net de reproduction des populations autochtones ne dépasse pas 5 dans les meilleures conditions que l'on puisse rencontrer sur la Grande Ile. Au contraire des taux de reproduction compris entre 50 et 100 peuvent être enregistrés à la suite d'une concentration d'individus allochtones. Pour la première fois l'importance des déplacements de solitaires sur la dynamique des populations est chiffrée. En l'absence d'apports de populations allochtones solitaires, entraînant une concentration des pontes parentales, le criquet migrateur n'a aucune chance de se multiplier activement et de grégariser.

La genèse des pullulations résulte, avant l'intervention de tout autre facteur, de la faculté de déplacement par vol exploitée à un haut degré par les individus de la phase solitaire.

Si l'existence d'apports de populations solitaires apparaît comme une condition nécessaire à la grégarisation, elle n'est certes pas suffisante puisque le succès

du développement dépend en second lieu du degré de réussite des œufs déposés dans le sol par les individus allochtones. La répartition des précipitations a une importance capitale au niveau des potentialités de développement des œufs. La durée d'efficacité des pluies a été déterminée pour les sols de la plaine de Lavanono. Toute pluie supérieure à 5 mm maintient le milieu favorable au développement embryonnaire pendant 9 ± 2 jours. Un indice de répartition tenant compte de la valeur biologique des pluies pour le criquet migrateur a été calculé. Les phénomènes de quiescence ne jouent qu'un rôle tout à fait mineur sur la dynamique des populations.

En définitive, l'on considérerait jusqu'à une époque récente que les populations solitaires du criquet migrateur étaient essentiellement sédentaires, évoluaient dans un micromilieu et ne présentaient pas un grand intérêt d'étude. Nos travaux montrent au contraire clairement que les populations solitaires sont extrêmement mobiles, qu'elles sont soumises au cours de leurs déplacements par vol à l'influence des différents facteurs macroclimatiques et que la clé des pullulations intempestives du Criquet migrateur malgache réside précisément dans la dynamique démographique de ces déplacements. **Le développement d'un système de prévention acridienne passe donc obligatoirement par l'étude des individus de la phase solitaire, de leurs déplacements à grandes distances et de leurs conditions de multiplication.**

Les déplacements par vol des solitaires ont deux conséquences importantes :

1. Ils offrent la possibilité à l'espèce de répondre très rapidement aux évolutions de son milieu. Ainsi que le soulignait LAUNOIS (1974a) les individus solitaires ont ainsi la possibilité de trouver en permanence un endroit favorable. Il s'agit donc d'une importante faculté de survie en l'absence d'autres formes de résistance.

2. Selon l'orientation du déplacement les populations en vol peuvent se diluer ou se concentrer. Au point de vue de la genèse des pullulations, ce facteur s'avère le plus important. En effet, si les déplacements avaient seulement pour conséquence de transporter des populations d'un milieu défavorable vers un autre plus propice, l'intérêt pour l'espèce serait certain mais les possibilités de grégarisation ne seraient pas fondamentalement changées. Par contre, le fait de rencontrer au cours du vol des influences diverses qui vont agir pour les concentrer sur certaines régions (courants aériens, voies de déplacement, restriction des surfaces habitables) change radicalement la dimension du problème. Désormais, par ses déplacements par vol, l'insecte peut augmenter sa densité à tel point que le seuil critique pour la transformation phasaire, qui n'avait guère de chance de se trouver réalisé autrement, peut maintenant être atteint en une seule reproduction.

Les déplacements par vol des individus solitaires apparaissent donc bien comme la condition première nécessaire à l'enclenchement des différentes étapes menant l'espèce vers la grégarisation.

Cette condition n'est cependant pas suffisante ; d'autres sont tout autant indispensables en particulier une répartition correcte de la pluviométrie.

La figure 81 résume les principales étapes à franchir pour aboutir à la création de pullulations locales et d'un départ d'invasion :

1. **L'envol** : il résulte d'un excès ou d'un défaut de pluies. L'étude des cartes isohyètes permet de déterminer les régions défavorables au criquet migrateur (pluviométrie mensuelle inférieure à 50 mm ou supérieure à 100 mm).

2. **Le déplacement** : il dépend de la direction du vent dominant et donc de la situation barométrique générale.

3. **La concentration** : elle s'effectue toujours au sein des zones de convergence où la pluviométrie (tout au moins sur l'aire de densation) est alors favorable et permet la sédentarisation et la ponte massive des femelles allochtones. Sur la bordure côtière Sud-Ouest de Madagascar (aire de densation) cette concentration est favorisée par les types de temps 7c et 8, la restriction des surfaces habitables et l'existence des voies privilégiées de déplacement.

4. **La sédentarisation** : elle dépend de la pluviométrie locale et détermine le dépôt des œufs sur la station.

5. **La pullulation** : elle est fonction du degré de réussite des développements embryonnaire et larvaire. Elle nécessite une pluviométrie comprise entre 50 et 100 mm mensuels et correctement répartie pendant les deux mois suivants les apports.

Ce schéma explicatif est très général et peut expliquer de nombreuses pullulations locales survenant régulièrement chaque année en divers points de l'Ile. Pour provoquer un départ d'invasion généralisée il est nécessaire que les surfaces concernées soient vastes afin que les essaims primitifs formés puissent maintenir leur cohésion. Cette condition, ainsi que l'a démontré LAUNOIS (1974a), ne peut être remplie, dans les circonstances actuelles, que sur l'aire de densation qui doit donc être considérée comme une aire de grégarisation.

Tout le secret des pullulations du Criquet migrateur malgache réside essentiellement dans la nécessité où se trouve cet insecte de se déplacer, pour survivre, entre des aires pluviométriquement complémentaires. Ce sont ces déplacements par vol qui donnent aux adultes solitaires, dans certaines conditions, l'occasion de se concentrer et de se multiplier activement. Pour provoquer la transformation phasaire plusieurs étapes doivent être successivement franchies. Mais il semble bien que des conditions locales favorables ne suffisent absolument pas. Ainsi que l'a observé LAUNOIS (1974a) à partir du dépouillement des archives acridiennes des 35 dernières années, la densité critique pour déclencher la grégarisation est impossible à obtenir sur n'importe quelle région de l'aire d'habitat à partir des populations sédentaires en moins de 2 reproductions successives, dans les conditions les plus favorables. Les déplacements des ailés et l'intervention des facteurs de densation rendent le seuil densitaire critique beaucoup plus facile à atteindre. **Sans les déplacements de populations solitaires on peut dire que la grégarisation du criquet migrateur à Madagascar serait beaucoup plus rare.**

Nos conclusions viennent tout naturellement s'insérer dans le cadre du système d'avertissement acridien actuellement en cours de réalisation à Madagascar. Nous apportons ici la preuve scientifique que ce système peut fonctionner si les responsables locaux ont la volonté et les moyens de l'appliquer. Le principe de l'avertissement, tel qu'il a été défini dans le rapport final du Projet PNUD de recherches sur le Criquet migrateur malgache, découle d'une comparaison mensuelle entre une carte récapitulative de la situation acridienne et les cartes isohyètes mensuelles des trois mois écoulés. Le maintien de l'optimum pluviométrique pendant 2 ou 3 mois consécutifs sur une même région rend probable l'apparition de pullulations larvaires et imaginaires. Nos travaux démontrent clairement les bases scientifiques de ce système d'avertissement. De plus, par rapport aux conclusions du Projet PNUD, nous apportons ici un certain nombre d'informations supplémentaires permettant de renforcer le dispositif de surveillance et en conséquence d'accroître sa sécurité. La connaissance des types de temps pouvant causer des concentrations dangereuses est de ce point de vue fondamentale. L'étude journalière des cartes météorologiques à l'échelle synoptique constitue alors un élément indispensable du système d'avertissement.

Figure 81. Etapes successives de la grégarisation du criquet migrateur à Madagascar.

RR pluviométrie mensuelle

N.B. La colonne de droite fournit la liste des documents nécessaires dans le cadre d'un service de prévention acridienne.

envol

déplacement

concentration

sédentarisation

pullulation

invasion

SITUATION
ACRIDIE

$50 > RR > 100$

CARTES ISOHYETES

direction du vent

CARTES
METEOROLOGIQUES

types de temps 7c, 8

restriction des surfaces

voies de déplacement

CARTES :
TOPOGRAPHIE
VEGETATION

pluviométrie

CARTES
METEOROLOGIQUES

$50 < RR < 100$

CARTES ISOHYETES

SURFACES CONCERNÉES VASTES

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-MALEK A.A. et ABDEL-WAHAB M.F. — 1961 — Studies on the phosphorus 32 uptake in *Schistocerca gregaria* (FORSK.) and *Anacridium aegyptium* (L) (Orthoptera: Acrididae). Bull. Soc. ent. Egypt. **45**, 419 - 425.
- ALBRECHT F.O. — 1967 — Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens Migrateurs. Les Grands Problèmes de la Biologie, Masson et Cie, 194 pages.
- ALBRECHT F.O., VERDIER M. et BLACKITH R.E. — 1959 — Maternal control of ovariole number in the progeny of the migratory locust. Nature, **184**, 103 - 108.
- ASPLIDEN C.I.H. — 1960 — The work of the WMO Technical Assistance Mission for the desert locust control. In Tropical Meteorology in Africa. Proceedings of the Symposium. Nairobi, Munitalp Foundation, 420 - 426.
- BAILEY N.T.J. — 1951 — On estimating the size of mobile populations from recapture data. Biometrika, **38**, 293 - 303.
- BAILEY N.T.J. — 1952 — Improvements in the interpretation of recapture data. J. Animal Ecology, **21**, 120 - 127.
- BALLARD E., MISTIKAWI A.M. et EL ZOHEIRY M.S. — 1932 — The Desert Locust, *Schistocerca gregaria* FORSK., in Egypt. Bull. Minist. Agric. Egypt, **110**, 149 p.
- BHATIA D. — 1939 — The influence of dust-storms on the migration of the Desert Locust. Indian J. Ent., **1**, 49 - 51.
- BATTISTINI R. — 1964 — Etude géomorphologique de l'Extrême-Sud de Madagascar. Th. Doct., Editions Cujas, Paris, 636 pages.
- BRENIERE J. — 1957 — Rapports de tournées concernant l'étude de la biologie de *Locusta migratoria* dans ses foyers grégarigènes (4 au 12 janvier 1956, 9 au 7 avril 1956, 3 au 11 septembre 1956, 7 au 15 janvier 1957). Rapports dactylographiés. Archives de la Station de Recherche Acridienne de Betioky-Sud, Madagascar.
- BROADBENT L. — 1949 — Factors affecting the activity of alatae of the aphids *Myzus persicae* (SULZER) and *Brevicoryne brassicae* (L.). Ann. Appl. Biol., **36**, 40 - 62.
- BRUNEAU DE MIRE P. — 1952 — Rapport de prospection en Mauritanie orientale (A.O.F.). Bull. Off. nat. anti-acrid., **3**, 1 - 54.
- BUNNING E. — 1964 — The physiological clock. Springer-Verlag. New-York.
- CHAUVIN R. — 1941 — Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. Ann. Soc. ent. Fr., **110**, 133 - 272.
- CHAUVIN R. — 1956 — Physiologie de l'Insecte.
- CLARK K.P. — 1962 — An analysis of dispersal and movement in *Phaulacridium vittatum* (SJOST.) (Acrididae). Aust. J. Zool., **10**, 382 - 399.
- CLARH C., ASHALL C., WALOFF Z. et CHINNICK L. — 1969 — Field studies on the Australian Plague Locust (*Chortoicetes terminifera* WALK.) in the «Channel Country» of Queensland. Anti-Locust Bulletin, **44**, 1 - 101.

CLOUDSEY-THOMSON M.A. — 1953 — Diurnal rythms of locomotory activity in isolated migratory locusts. Ent. Month. Mag., **89**, 233 - 235.

CORMACK R.M. — 1964 — Estimates of survival from the sighting of marked animals. Biometrika, **51**, 429 - 438.

DADD R.H. — 1963 — Feeding behaviour and nutrition in Grasshoppers and Locusts. Advances in Insect Physiology, **1**, 47 - 109.

DAHL K. — 1918-19 — Studies of trout and trout waters in Norway. Salm. Trout Mag., **17**, 58 - 59, et **18**, 16- 33.

DARNHOFER T. — 1971 — Bulletin mensuel biométéorologique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar. N° 7. Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DARNHOFER T. — 1972 — Relations entre les augmentations de la densité imaginale du criquet migrateur sur la plaine côtière de Lavanono et les périodes dépressionnaires. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DARNHOFER T. — 1972 — Bulletin mensuel biométéorologique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar. N° 8 à 19. Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DARNHOFER T. — 1973a — Etudes météorologiques. Rapport final d'Expert. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DARNHOFER T. — 1973 b — Bulletin mensuel biométéorologique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar. N° 20 à 25. Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DARNHOFER T. et LAUNOIS M. — 1973 — L'optimum pluviométrique du Criquet Migrateur Malgache : Principe et applications. PNUD (FS) MML/MET/9.

DARROCH J.N. — 1958 — The multiple-recapture census. I. Estimation of a closed population. Biometrika, **45**, 343-359.

DARROCK J.N. — 1959 — The multiple recapture census. II. Estimation when there is immigration or death. Biometrika, **46**, 336 - 351.

DAVEY J.T. — 1953 — Possibility of movements of the african Migratory Locust in the solitary phase and the dynamics of its outbreaks. Nature, **172**, 720.

DAVEY J.T. — 1955 — A preliminary note on seasonal movements of the african migratory locust in the solitary phase. Locusta, **3**, 14pp.

DAVEY J.T. — 1956 — A method of marking isolated adult locusts in large numbers as an aid to the study of their seasonal migrations. Bull. ent. Res., **46**, 797 - 802.

DAVEY J.T. — 1959 — The african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.) in the central Niger delta. Part II. The ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. Locusta, **7**, 1 - 180.

DEBOUZIE D. — 1975 — Etude critique du biais et de la précision des estimateurs de plusieurs paramètres d'une population dans une expérience de captures et marquages multiples. Modèles de LINCOLN, FISHER et FORD, et JOLLY. En préparation.

DESCAMPS M. — 1961 — Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger, région de Niafunké. *Locusta*, **8**, 1 - 280.

DESCAMPS M. — 1962 — Etude écologique du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.) en 1959 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (vallée inférieure du Bani). *Rev. Path. vég.*, **41**, 133 - 297.

DOWDESWELL W.H., FISHER R.A. et FORD E.B. — 1940 — The quantitative study of populations in the Lepidoptera. 1. *Polyommatus icarus* ROTT. *Ann. Eugen.*, Lond., **10**, 123 - 136.

DUDLEY B. — 1961 — Studies on the biology of locusts when reared under controlled conditions. Thèse de l'Université de Cardiff (ronéotypée), 149 pp.

DUMORTIER B. — 1970 — Le rythme circadien d'activité stridulatoire de l'Ephippigère (Ins., Orthopt.). Etude anatomique et physiologique. Thèse de Doctorat d'Etat. Paris.

DURANTON J. F. — 1973 — Rapport final d'Expert. Les ensembles écologiques du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar en relation avec le criquet migrateur. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache (PNUD(FS)/FAO/MAG/70-523).

DURANTON J.F. — 1975 — Recherches phytosociologiques dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. Thèse de Doctorat d'Etat. Paris XI.

DURANTON J.F., LAUNOIS-LUONG M.H., LAUNOIS M. et LECOQ M. — 1975 — Les voies privilégiées de déplacement du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* SAUSS. dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. En préparation.

DUVERGE P. — 1949 — Principes de Météorologie Dynamique et types de temps à Madagascar. Publications du Service Météorologique de Madagascar, N° **13**.

EDNEY E.B. — 1937 — A study of spontaneous locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. by the actograph method. *Bull. Entomol. Res.*, **28**, 243 - 278.

ELLIS P.E. — 1951 — The marching behaviour of hoppers of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) in the laboratory. *Anti-locust Bull.*, **7**, 1 - 46.

ELLIS P.E. et HOYLE G. — 1954 — A physiological interpretation of the marching of hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *J. Exp. Biol.*, **31**, 271 - 279.

FARROW R. — 1972 — Le criquet migrateur africain dans son aire grégarigène principale du Moyen Niger : étude quantitative des populations solitaires dans leurs rapports avec les facteurs du milieu. Thèse de Ph. D., Université de Reading.

FISHER R.A. et FORD E.B. — 1947 — The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity*, **1**, 143 - 174.

- FLETCHER T.B. — 1925 — Migration as a factor in pest outbreaks. Bull. ent. Res., **16**, 177 - 181.
- FLETCHER T.B. — 1929 — Notes on butterfly migration, bird attacks on butterfly, etc. Proc. ent. Soc. Lond., **4**, 103 - 104.
- FRAPPA C. — 1936 — Recherches sur l'action de la température et de l'humidité sur le comportement du criquet migrateur, *Locusta migratoria capito*, à Madagascar. Revue Pathologie végétale, Entomologie agricole française. **25** (1), 46 - 58.
- FRAPPA C. — 1938 — Sur l'intérêt des données pluviométriques locales pour la surveillance de *Locusta migratoria capito* SAUSS. dans ses aires grégariques à Madagascar. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, **39**, 268 - 281.
- FRAPPA C. — 1948 — Les sauterelles migratrices à Madagascar et les moyens de les combattre. Bull. Agro., **1**, 1 - 37. Tananarive.
- GANGWERE S.K., CHAVIN W. et EVANS F.C. — 1964 — Methods of marking insects, with especial reference to Orthoptera (Sens. Lat.). Ann. ent. Soc. Amer., **57**, 662 - 669.
- HAMILTON A.G. — 1936 — The relation of humidity and temperature to the development of three species of african locusts, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), *Schistocerca gregaria* (FORSK.), *Nomadacris septemfasciata* (FORSK.), Trans. R. ent. Soc. Lond., **85**, 1 - 60.
- HAMILTON A.G. — 1950 — Further studies on the relation of humidity and temperature to the development of two species of African locusts — *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) and *Schistocerca gregaria* (FORSK.). Trans. R. ent. Soc. Lond., **101**, 1 - 58.
- HAMMERSLEY J.M. — 1953 — Capture-recapture analysis. Biometrika, **40**, 265 - 278.
- HAUDECOEUR B. — 1965 — Le front intertropical (FIT) et ses perturbations en Afrique de l'Ouest. In Meteorology and the Desert Locust, W.M.O., **171**, TP. 85, 109 - 112.
- HIGHNAM K.C. — 1962 — Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. Quart. J. micr. Sci., **103**, 57 - 72.
- HOYLE G. — 1954 — Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) during food deprivation and effects on neuromuscular activity. J. Exp. Biol., **31**, 260.
- HUMBERT H. et COURS DARNE G. — 1965 — Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques à 1/1.000.000. Notice de la carte. MADAGASCAR. Extrait des travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry. Hors Série N°6, 164pp.
- HURST G.W. — 1965 — *Laphygma exigua* immigrations into the British Isles, 1947 - 1963. Int. J. Bioclim. Biomet., **9**, 21 - 28.
- HUSAIN M.A., AHMAD C.B. et MATHUR C.B. — 1941 — Studies on *Schistocerca gregaria* FORSK. X. Role of water in the bionomics of the Desert Locust. Indian J. agric. Sci., **10** (1940), 927 - 944.

JACKSON C.H.N. — 1933 — On the true density of tsetse flies. J. anim. Ecol., **2**, 204 - 209.

JACKSON C.H.N. — 1939 — The analysis of an animal population. J. anim. Ecol., **8**, 238 - 246.

JACKSON C.H.N. — 1948 — The analysis of a tsetse-fly population. III. Ann. Eugen., Lond., **14**, 91 - 108.

JAILLET I. — 1975 — En préparation.

JOHNSON C.G. — 1969 — Migration and Dispersal of Insects by flight. Methuen & Co Ltd. Editeur, London.

JOLLY G.M. — 1965 — Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model. Biometrika, **52**, 1 and 2, 225 - 247.

JOLY P. — 1949 — Le système endocrine rétrocébral chez les acridiens migrateurs. Ann. Sci. nat. (Zool.), (11) **11**, 255 - 262.

KENNEDY J.S. — 1939 — The behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* (FORSK.)) (Orthopt.) in an outbreak centre. Trans. R. ent. Soc. Lond., **89**, 385 - 542.

KENNEDY J.S. — 1951 — The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.). I. The behaviour of swarms. II. A theory of long-range migrations. Phil. Trans. (B), **235**, 163 - 290.

KENNEDY J.S. — 1956 — Phase transformation in locust biology. Biol. Rev., **31**, 349 - 370.

KERAUDREN M. — 1961 — Quelques aspects des formations xérophiles du Sud de la République Malgache. Bull. Soc. Bot. Fr., **8**, Nos 1 - 2.

KRAUS E.B. — 1958 — Meteorological aspects of desert locust control. In Arid Zone Research : XI. Climatology and microclimatology. Proceedings of the Canberra Symposium. Paris, UNESCO, 211-216.

LAUNOIS M. — 1972 a — Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS) dans la nature. Ann. Zool. Ecol. animale. INRA, No Hors-Série, 55 - 116.

LAUNOIS M. — 1972 b — Suggestions pour la révision de la nomenclature des reproductions successives du criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD(FS)/FAO/MAG/70 - 523.

LAUNOIS M. — 1972 c — Les pullulations saisonnières du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) à Madagascar. PNUD (FS) MML/BIO/3.

LAUNOIS M. — 1974a — Influence du facteur pluviométrique sur l'évolution saisonnière du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) en phase solitaire et sur sa grégarisation à Madagascar. Thèse de Doctorat d'Etat . Paris XI .

LAUNOIS M. — 1974 b — Modifications du nombre d'ovarioles et de tubes séminifères de la descendance du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.)

par effet de groupement d'adultes solitaires issus de populations naturelles. C.R. Acad. Sc. Paris, **278**, 3139 - 3142.

LAUNOIS M. — 1974 c — Visite d'Expert Conseil au Mali. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Africain. PNUD(FS)/FAO/RAF/69 - 146. A paraître.

LAUNOIS M. et LECOQ M. — 1974 — Influence de la gravidité et du jeûne sur l'activité locomotrice du Criquet migrateur malgache (phase solitaire) dans la nature. C.R. Acad. Sc. Paris, **279**, 919 - 922.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1972 — Influence du conditionnement imaginal sur la reproduction du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* SAUSS. en insectarium dans le Sud-Ouest malgache. Ann. Zool. Ecol. animale, INRA, No Hors-Série, **117** - 157.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1973 — Etudes biologiques : Rapport final d'expert. PNUD (FS) MML/BIO/6.

LAUNOIS-LUONG M.H. — 1975 — L'alimentation du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) en phase solitaire à Madagascar : Régimes et effets. Thèse de Doctorat d'Etat. Paris XI.

LAUNOIS-LUONG M.H. et LAUNOIS M. — 1972 — Les déplacements des populations solitaires du criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD(FS)/FAO/MAG/70 - 523.

LE BERRE J.R. — 1953 a — Déterminisme du vol de l'insecte. Rev. Zool. Agric. & Appl., n° **7** - **9**, 1 - 7.

LE BERRE J.R. — 1953 b — Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des landes en élevages, *Locusta migratoria gallica* REM. Bull. Biol. Fr. et Belg., **87**, 227 - 273.

LE BERRE J.R. — 1967 — Etude expérimentale de quelques facteurs de variation du pouvoir d'envol d'un insecte *Leptinotarsa decemlineata* SAY (Coléoptère *chrysomelidae*). Ann. Epiphyties, **118**, 109.

LE BERRE J.R. — 1972 — Etudes biologiques. Visite d'Expert-Conseil à Madagascar. PNUD (FS) MML/BIO/2.

LECOQ M. — 1972 a — Contribution à l'étude des déplacements des populations imaginale de *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans la nature. Ann. Zool. Ecol. animale, INRA, No Hors-Série, **225** - 262.

LECOQ M. — 1972 b — La structure d'âge des populations larvaires du criquet migrateur malgache obtenue par captures systématiques. Détermination d'un coefficient de correction. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD (FS) FAO/MAG/70 - 523.

LECOQ M. — 1972 c — Les apports de populations solitaires du criquet migrateur malgache sur la plaine côtière de Lavanono au début de la saison des pluies. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD(FS)FAO/MAG/70 - 523.

- LECOQ M. — 1973 — Rapport final d'Expert. Etudes biologiques. Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD (FS) FAO/MAG/70 - 523.
- LECOQ M. — 1974 a — Etude des déplacements du criquet migrateur malgache *Locusta migratoria capito* SAUSS. dans sa phase solitaire. C.R. Acad. Sc. Paris, **279**, 199 - 202.
- LECOQ M. — 1974 b — Visite d'Expert-Conseil au Mali et dans le bassin du lac Tchad. Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Africain. UNDP (SF) AML/BIO/5.
- LE CREN E.D. — 1965 — A note on the history of mark-recapture population estimates. J. anim. Ecol., **34**, 453 - 454.
- LESLIE P.H. — 1952 — The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers. Biometrika, **39**, 369 - 388.
- LESLIE P.H. et CHITTY D. — 1951 — The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. I. The maximum likelihood equations for estimating the death rate. Biometrika, **38**, 269 - 292.
- LINCOLN F.C. — 1930 — Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. U.S.D.A. Circ., **118**, 1 - 4.
- LOUVEAUX A. — 1972 — Action des facteurs climatiques sur le développement de *Locusta migratoria capito* SAUSS. à Madagascar sur le plateau de l'Horombe. Ann. Zool. Ecol. anim. INRA, No Hors-Série, 189 - 224.
- MADDRELL S.H.P. — 1971 — The mechanisms of insect excretory systems. Advances in Insect Physiology, **8**, 199 - 331.
- MICHEL R. — 1970 — Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (FORSK.) Rev. Comp. An., **4**, 3 - 21.
- MICHEL R. — 1972 — Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le Criquet pélerin *Schistocerca gregaria* (FORSKAL). Thèse de Doctorat d'Etat. Rennes.
- MUIR R.C. — 1958 — On the application of the capture-recapture method to an orchard population of *Blepharidopterus angulatus* (FALL.) (Hemiptera-Heteroptera, Miridae). Rep. E. Malling Res. Sta., 1957, 140 - 147.
- MULLER W. — 1971 — Bulletin mensuel biométéorologique du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar. Nos 1 à 6. Projet de Recherches sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD(FS)FAO/MAG/70 - 523.
- NICKERSON B. — 1962 — Flight behaviour of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.). Ent. mon. Mag., **98**, 80 - 81.
- NICOLAS G. — 1972 — Comportement de *Locusta migratoria cinerascens* FAB. Evolution vers le type solitaire sous l'action d'une minute de gaz carbonique. I. Activité locomotrice. Rev. Comp. Animal, **6**, 255 - 261.

- NORRIS M. — 1962 — The effects of density and grouping on sexual maturation, feeding and activity in caged *Schistocerca gregaria*. Coll. Intern. CNRS, **114**, 23 - 36.
- ODHIAMBO T.R. — 1966 — The metabolic effects of the corpus allatum hormone in the male desert locust. II. Spontaneous locomotor activity. J. Exp. Biol., **45**, 51 - 63.
- PAPILLON M. — 1960 — Etude préliminaire de la répercussion du groupement des parents sur les larves nouveau-nées de *Schistocerca gregaria* FORSK. Bull. biol. Fr. et Belg., **2**, 203 - 263.
- PASQUIER R. — 1950 — Sur une des causes de la grégarisation chez les acridiens : la densation. Ann. de l'Inst. Agr. et des Serv. de Rech. et d'Exp. agri. de l'Algérie, **5**, fascicule 9.
- PETERSEN C.G.J. — 1889 — Fisk. Beretn., Kbh., 1888 - 9.
- PHIPPS J. — 1963 — Laboratory observations on the activity of Acridoidea. J. Insect Physiol., **9**, 531 - 543.
- POPOV G.B. — 1954 — Notes on the behaviour of swarms of the desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.) during oviposition in Iran. Trans. R. ent. Soc. Lond., **105**, 65 - 77.
- PORAS M. — 1972 — Etude bioécologique du criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.) dans son milieu naturel au Mali. Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie), **V**, fasc. 1, 499 - 560.
- PROKOPY R.J. et GYRISCO G.G. — 1965 a — Summer migration of the Alfalfa Weevil, *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae). Ann. ent. Soc. Am., **58**, 630 - 641.
- PROKOPY R.J. et GYRISCO G.G. — 1965 b — Diet flight activity of migrating Alfalfa Weevils, *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae). Ann. ent. Soc. Am., **58**, 642 - 647.
- RAINEY R.C. — 1951 — Weather and movements of locust swarms : a new hypothesis. Nature, **168**, 1057 - 1060.
- RAINEY R.C. — 1958 a — Atmospheric movements and the biology of the desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.). Proc. Linn. Soc. Lond., **169** (1956-57), 73 - 74.
- RAINEY R.C. — 1958 b — Some observations on flying locusts and atmospheric turbulence in eastern Africa. Quart. J. R. Met. Soc., **84**, 334 - 354.
- RAINEY R.C. — 1962 — Some effects of environmental factors on movements and phase-change of locust populations in the field. Coll. intern. CNRS, **114**, 175 - 199.
- RAINEY R.C. — 1963 — Meteorology and Migration of Desert Locusts. W.M.O., **138**, TP. 64 (Anti-locust Mem., **7**), 1 - 115.
- RAINEY R.C. et WALOFF Z. — 1948 — Desert Locust migrations and synoptic meteorology in the Gulf of Aden area. J. Anim. Ecol., **17**, 101 - 112.
- RAINEY R.C. et WALOFF Z. — 1951 — Flying locusts and convection currents. Anti-locust Bull., **9**, 51 - 70.

RAMCHANDRA RAO Y. — 1936 — A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.). Proc. IV Int. Locust Conf. (Le Caire, 1936).

RAMCHANDRA RAO Y. — 1938 — A further note on studies of migration among the solitaries of *Locusta* in N.W. India, 1936-37. C.R. V Conf. Intern. pour les Recherches Anti-Acridiennes, Bruxelles, 238 - 247.

RAMCHANDRA RAO Y. — 1942 — Some results of studies on the desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.) in India. Bull. ent. Res., **33**, 241 - 265.

RAMCHANDRA RAO Y. et BHATIA D. — 1939 — On the probability of seasonal migration among the solitary phase individuals of *Locusta migratoria* in North-West India. Indian J. Agric. Sci., Delhi, **9**, 79 - 107.

REMAUDIERE G. — 1948 — Sur la résistance des œufs de *Locusta migratoria* L. ssp. *gallica* REM. au froid et à l'immersion. Rev. Path. vég., **27**, 25 - 34.

REMAUDIERE G. — 1954 — Etude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. *Locusta*, **2**, 1 - 248.

RICHARDS O.W. — 1953 — The study of the number of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* SERV.). Anti-locust Bull., **15**, 1 - 31.

RICHARDS O.W. et WALOFF N. — 1954 — Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-locust Bull. **17**, 1 - 182.

RIQUIER J. — 1958 — Note sur l'évapotranspiration de Thornthwaite et le bilan hydrique des sols. Le Nat. Malg., t.X, fas. 1 - 2, p.8.

RUNGS C. — 1938 — Observation d'un vol en essaim d'*Aiolopus thalassinus* (FAB.). Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), **13**, 135 - 136.

SANSOM H.W. — 1965 — The structure and behaviour of the intertropical convergence zone (ITCZ) ; In Meteorology and the Desert Locust, W.M.O., **171**, TP. 85, 91 - 108.

SAYER H.J. — 1956 — A photographic method for the study of insect migration. Nature, Lond., **177**, 226.

SAYER H.J. — 1962 — The desert locust and tropical convergence. Nature, **194**, 330 - 336.

SAYER H.J. — 1965 — Behaviour of Locusts (*Schistocerca gregaria* FORSK.) in flying swarms, with particular reference to orientation. Tech. notes Wld. met. Org., **69**, 2 - 4.

SEBER G.A.F. — 1962 — The multi-sample single recapture census. Biometrika, **49**, 339 - 350.

SEBER G.A.F. — 1965 — A note on the multiple-recapture census. Biometrika, **52**, 249.

SOUTHWOOD T.R.E. — 1968 — Ecological methods. Methuen & Co Ltd, Lond. 391 p.

SOUTHWOOD T.R.E. et JEPSON W.F. — 1962 — Studies on the populations of *Oscinella frit* L. (Dipt. : Chloropidae) in the oat crop. J. anim. Ecol., **31**: 481 - 495.

STRONG L. — 1968 — Locomotor activity, sexual behaviour and the *Corpus allatum* hormone in males of *Locusta*. J. Insect Physiol. **14**, 1685 - 1692.

SZYMANSKI J.J. — 1932 — Allgemeine Methodik zur vergleichenden Psychologie. Abderhalden's Handbuch, **4**, 1.

TCHELEBI-PAPILLON M. — 1962 — Interaction du groupement, de l'alimentation et d'un facteur saisonnier sur *Schistocerca gregaria* (FORSK.). Colloq. int. Cent. nat. Rech. sci. no. **114**, 37 - 61.

TETEFORT J. — 1953 — La lutte contre les Acridiens (*Locusta migratoria capito*) à Madagascar. Les moyens préventifs et les procédés de lutte utilisés en période d'invasion. Thèse de principalat. Archives de la Station de Recherche Acridienne de Betioky-Sud. Rép. Malg. (non publié).

TETEFORT J. — 1959 — Observations récentes sur le processus de formation des bandes primitives dans l'aire grégarigène du criquet migrateur malgache. Phytiatric-Phytopharmacie, **8**, 191 - 204.

TETEFORT J. 1966 a — Facteurs favorisant la grégation de *Locusta migratoria capito* SAUSS dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. L'Agronomie Tropicale, **12**, 1382 - 1385.

TETEFORT J. — 1966 b — Migrations chez *Locusta migratoria capito* SAUSSURE — phase solitaire — et situation acridienne au cours de l'année 1966 dans le sud et le sud-ouest malgache. Rapport IRAM — Archives de la Station de Recherche Acridienne de Betioky-Sud, Rép. Malg. (non publié).

TETEFORT J. — 1969 — Les sauterelles migratrices et les recherches acridiennes à Madagascar. Bulletin de Madagascar, **280 - 281**, 3 - 31.

TETEFORT J. — 1971 — Programme général de recherche et de travail. Rapport du Projet de Recherche sur le Criquet Migrateur Malgache. PNUD (FS) FAO/MAG/70 - 523.

TETEFORT J. et MULLER — 1972 — Etudes Météorologiques — Le criquet migrateur malgache dans le sud de Madagascar. UNDP (SF) MML/MET/2.

TETEFORT J., DECHAPPE P. et RAKOTOHARISON J.M. — 1966 — Etude des migrations du criquet migrateur malgache *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans sa phase solitaire. L'Agronomie Tropicale, **12**, 1389 - 1397.

TETEFORT J. et WINTREBERT D. — 1963 — Eléments d'Acridologie pratique à Madagascar. Agron. trop., **9**, 876 - 932.

TUTT J.W. — 1889 — Migration and dispersal of insects : Lepidoptera. Entomologist's Rec. J. Var. II, 319-324.

UVAROV B. — 1966 — Grasshoppers and Locusts. A handbook of general acridology. I. Cambridge University Press. 481 p.

VOLKONSKY M.A. — 1942 — Observations sur le comportement du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* FORSK.) dans le Sahara algéro-nigérien. Arch. Inst. Pasteur Algér., **20**, 236 - 248.

WALOFF Z. et RAINEY R.C. — 1951 — Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern Africa. Anti-locust Bull., **9**, 1 - 50.

WALOFF Z. — 1946 — A long-range migration of the Desert Locust from Southern Morocco to Portugal with an analysis of concurrent weather conditions. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), **21**, 81 - 84.

WALOFF Z. — 1958 — The behaviour of locusts in migrating swarms. X Congr. intern. Ent., Montreal (1956), **2**, 567 - 569.

WALOFF Z. — 1963 — Field studies on solitary and transiens desert locusts in the Red Sea area. Anti-locust Bull., **40**, 1 - 93.

WATERSTON A.R. — 1951 — Observations on adult locusts (*Dociostaurus maroccanus*, Cyprus, 1950). Anti-locust Bull., **10**, 36 - 52.

WINTREBERT D. — 1969 — Identité, écologie et comportement du criquet migrateur dans le sud-ouest malgache. Thèse de Doctorat d'État. Paris.

ZOLOTAREVSKY B. — 1929 — Le criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* SAUSS.) à Madagascar. Ann. Epiphyt., **15**, 185 - 236.

ZOLOTAREVSKY B. — 1933 — Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* SAUSS.) dans ses foyers permanents. Ann. Epiphyt., **19**, 47 - 142.

ZOLOTAREVSKY B. — 1934 — Aires grégarigènes et facteurs de transformation de la phase solitaire des Acridiens migrants dans la phase grégaire. Proc. 3d. Intern. Locust Conf., London, 1934, 62 - 66.

ANNEXE 1

Types de temps à Madagascar selon DUVERGE (1949)

- I. Régime d'alizé fort (a, b, c, d)
- II. Régime d'alizé faible (a, b, c, d)
- III. } Régimes post-frontaux avec invasion d'air froid sur l'Ile
- IV. }
- V. Alizé prédominant et dépression atténuée sur le canal de Mozambique (a, b, c, d)
- VI. Alizé faible avec dépression active sur le canal de Mozambique (a, b, c, d)
- VII. Dépression généralisée sur l'Ile (F.I.T. ou couloir dépressionnaire (a, b, c)
- VIII. Passage d'un cyclone tropical sur l'Ile.

Les types I à IV sont surtout des temps de saison fraîche.

Le type V caractérise les saisons de transition.

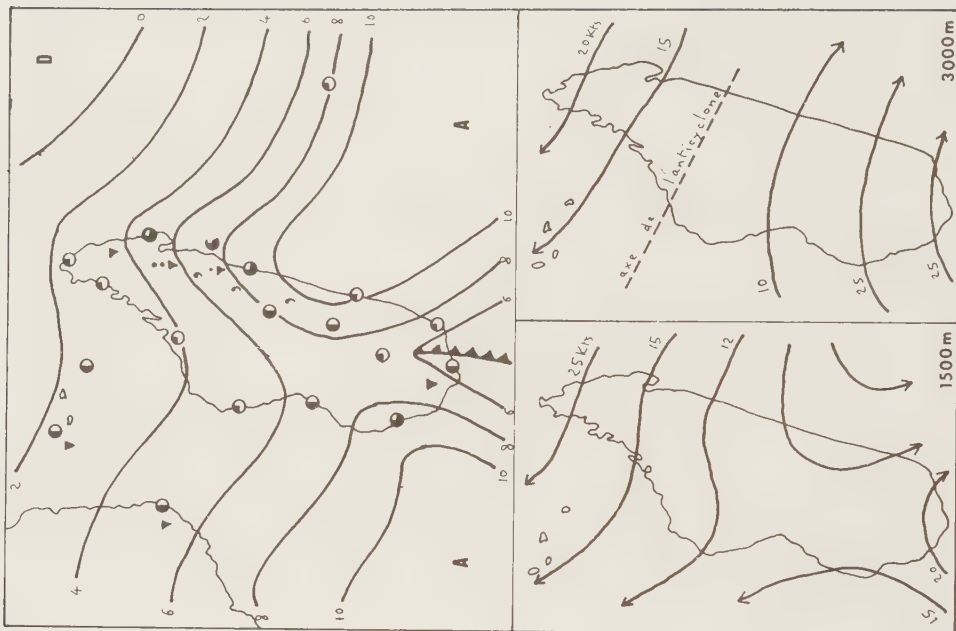
Les types VI à VIII sont des temps de saison chaude.

On trouvera ci-après les cartes d'après Duvergé (1949) pour les types Ic, IIc, Vc, VIb et VIIc dans lesquels on trouve un phénomène de convergence sur l'Extrême-Sud de l'Ile et qui, en conséquence, favorisent les concentrations d'adultes solitaires sur l'aire de grégarisation.

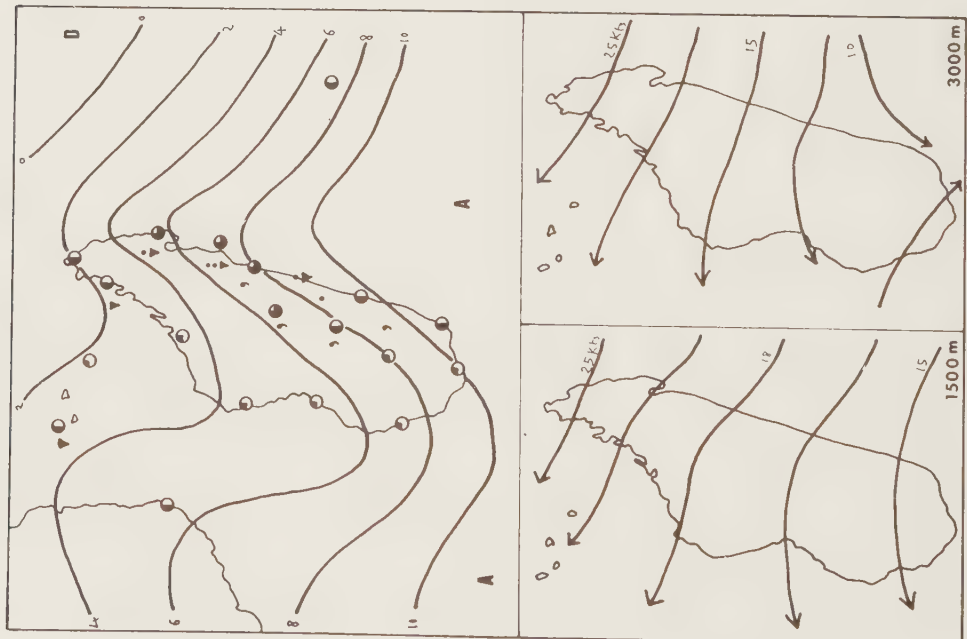
Le cadre supérieur donne la situation barométrique au niveau du sol. Les cadres inférieurs fournissent la direction des vents aux altitudes 1500 et 3000 mètres. Les cercles représentent les stations météorologiques avec indication de la nébulosité et des précipitations :

- ☉ bruine
- pluie
- ▼ averses
- ☁ orages.

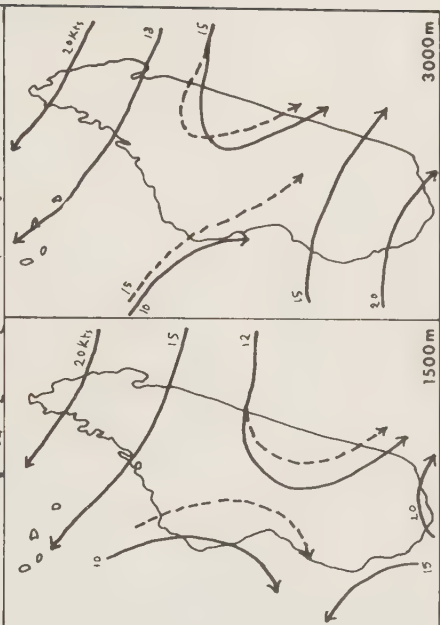
1c



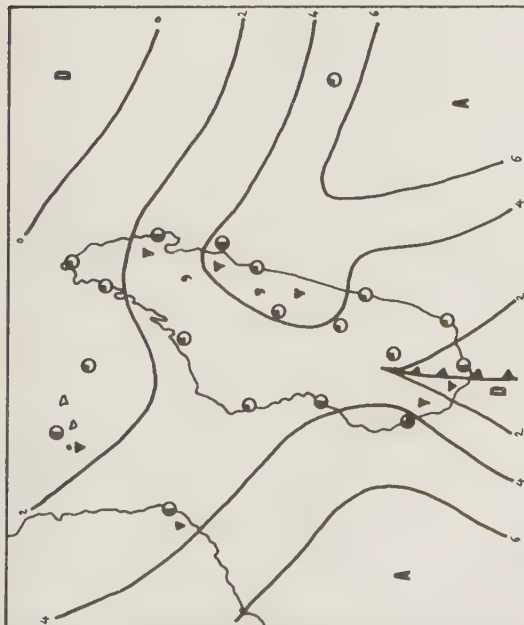
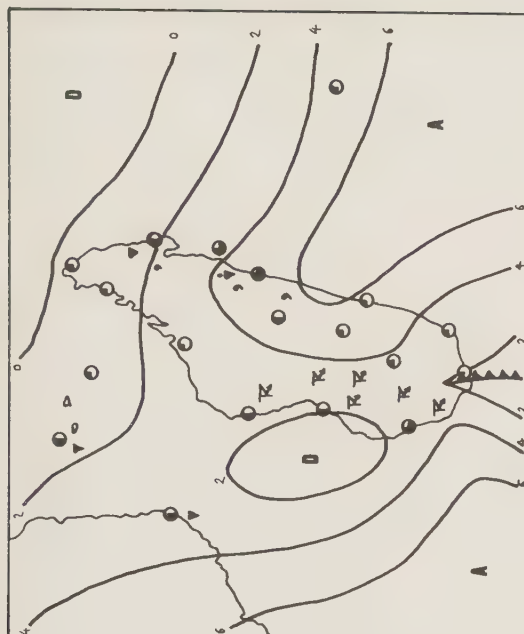
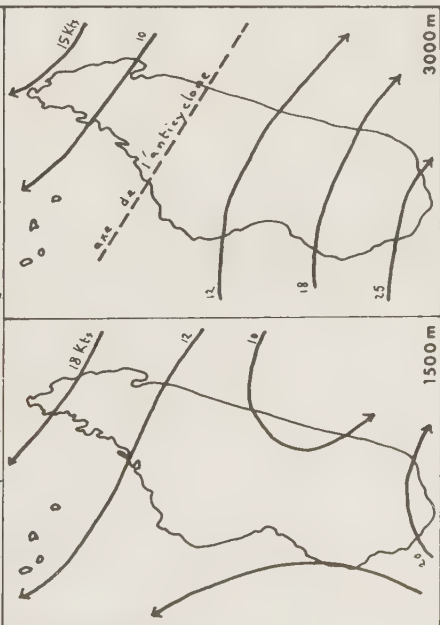
1a

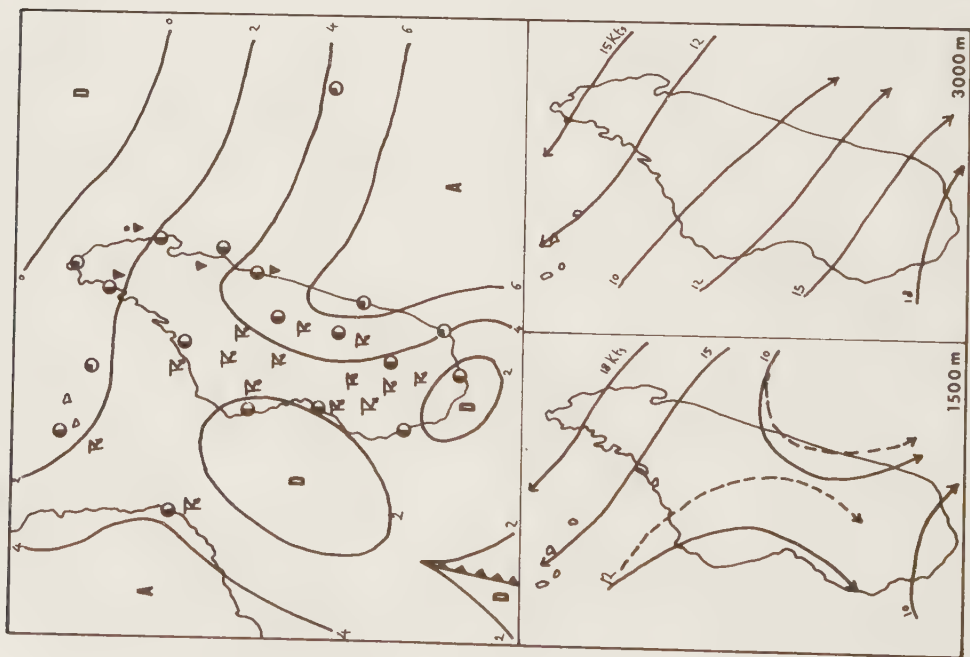


5c

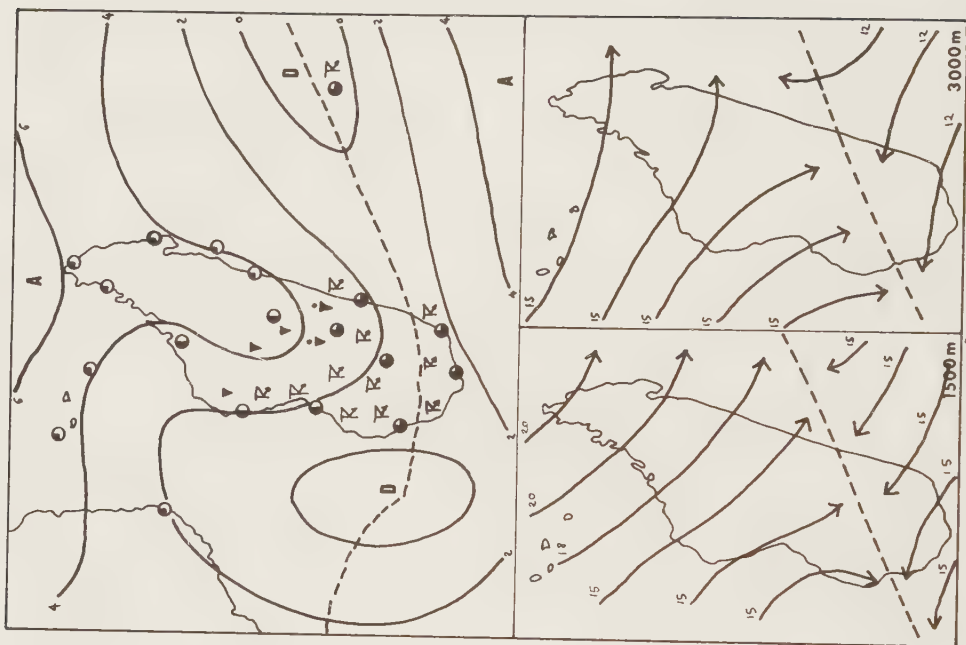


2c





6b



7c

ANNEXE 2

Fréquence des types de temps à Madagascar
au cours des saisons chaudes 1969/70, 70/71 et 71/72
(d'après DARNHOFER, 1973).

Types de temps		O	N	D	J	F	M	Total
I	a				1			1
	b	2	1	1	1			5
	c	2			1			3 → 0.5 %
	d	1						1
II	a	1		3			3	7
	b	4	1	2				7
	c	2	2	1		2		7 → 1.0 %
	d		3	2				5
V	a	19	11	8	6		18	62
	b	9	14	4			8	35
	c	11	8	5	1		4	29 → 5.0 %
	d	3	4	3				10
VI	a	10	8	7	13		12	50
	b	12	12	15	6	3	1	49 → 9.0 %
	c	8	5	4	2	3		22
	d	4	1	1	3		5	14
VII	a		2	13	22	27	16	80
	b			7	20	33	9	69
	c			3	11	11	1	26 → 5.0 %
VIII		5	18	14	6	6	16	65

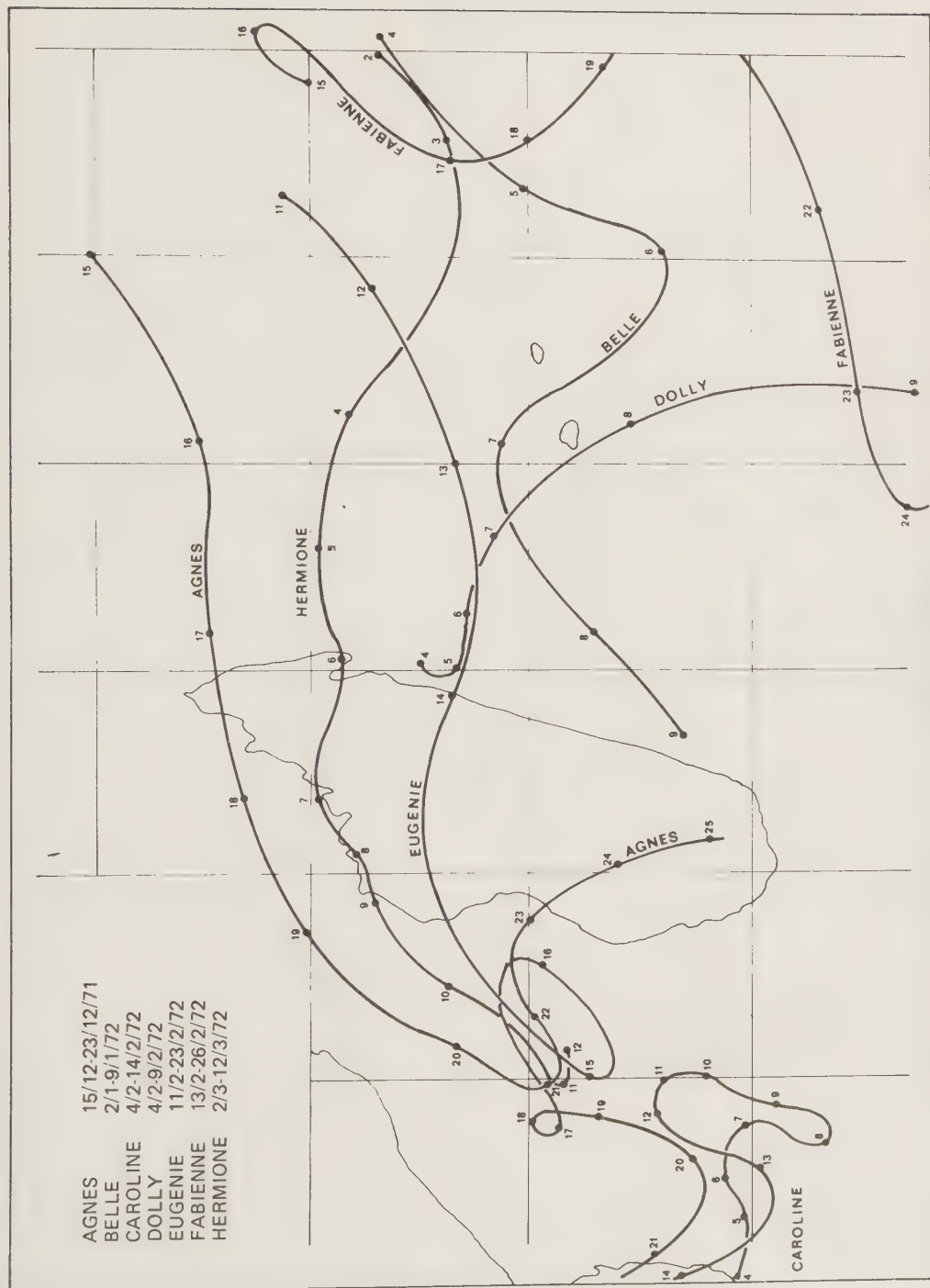
ANNEXE 3

Trajectoires des dépressions tropicales au voisinage de Madagascar

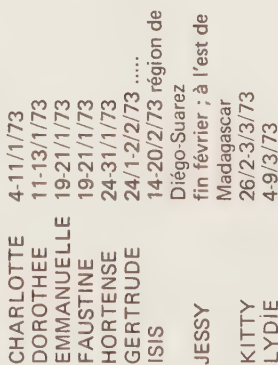
3 a : saison 1971/72

3 b : saison 1972/73 (résultats partiels ; trajectoires probables en pointillés).

AGNES 15/12-23/12/71
 BELLE 2/1-9/1/72
 CAROLINE 4/2-14/2/72
 DOLLY 4/2-9/2/72
 EUGENIE 11/2-23/2/72
 FABIENNE 13/2-26/2/72
 HERMIONE 2/3-12/3/72



Annexe 3b.



Réalisé par les Ateliers HECK S.A.
54, rue Washington
94210 LA VARENNE - FRANCE
Tél. 283-84-98

4ème TRIMESTRE 1975

